Ш. АУЭРБАХ



НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ






АИ

HEREDITY

An introduction
for O' level students

CHARLOTTE AUERBACH, F.R.S.
Institute of Animal Genetics
University of Edinburgh

OLIVER & BOYD
EDINBURGH AND LONDON

ШАРЛОТТА АУЭРБАХ

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

ВВЕДЕНИЕ В ГЕНЕТИКУ ДЛЯ НАЧИНАЮЩИХ

Перевод с английского
А. Е. ХАЛИЗЕВА

Под редакцией и с предисловием
проф. В. В. АЛПАТОВА

АТОМИЗДАТ
МОСКВА 1969

УДК 575.1

Ш. Ауэрбах. **Наследственность.** Перев. с англ. Атомиздат, 1969, стр. 176

В книге в общедоступной форме изложены основные закономерности передачи по наследству самых разнообразных признаков. Читатель сможет узнать, например, о том, какие структуры отвечают за то, что дети бывают похожи на родителей; от чего зависит рождение мальчика или девочки; почему у детей иногда появляются такие признаки, которых не было у родителей; какие дефекты в организме родителей могут быть переданы детям, а какие — не могут; как влияют внешние условия на проявления тех или иных признаков. Материал по существу довольно сложный, но изложен в очень живой и увлекательной форме. Книга иллюстрируется интересными примерами, наглядными схемами, а также большим числом рисунков и фотографий.

Таблиц 21, рисунков 50+вклейка.

2-10-2
105—69

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию .
Предисловие 5
Введение 7
I. Грегор Мендель 9
II. Хромосомы 12
III. Гены 17
IV. 25
Первый закон Менделя — закон расщепления . 33
V. Отношение 3 : 1. Отношение 1 : 2 : 1 36
VI. Испытание по потомству. Отношение 1 : 1 . . . 42
VII. Родословные людей. Доминантные аномалии . . 47
VIII. Родословные людей. Рецессивные аномалии . . 54
IX. Более сложные случаи наследования у детей . . 58
X. Множественные аллели. Летали 66
XI. Как определяется пол 73
XII. Наследование признаков, сцепленных с полом 80
XIII. Второй закон Менделя — закон независимого распределения 89
XIV. Отношение 9 : 3 : 3 : 1. Отношение 1 : 1 : 1 : 1 ... 97
XV. Вычисление менделевских отношений 106
XVI. Взаимодействие генов 112
XVII. Сцепление и кроссинговер 122
XVIII. Гены и внешняя среда 130
XIX. Мутация 133
XX. Десять занимательных вопросов 145
XXI. Рекомендации к практической работе 151
Приложения 158
Ответы к заданиям 163
Словарь терминов 168
Предметный указатель 172
Рекомендуемая литература 174

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Советскому читателю хорошо известно имя Ш. Ауэрбах — выдающегося английского ученого в области генетики. Ее переведенные на многие языки книги «Генетика в атомном веке» и «Генетика»* представляют собой образцы популярного и занимательного изложения вопросов современной генетики — одного из важнейших разделов науки о жизни.

Предлагаемая книга Ш. Ауэрбах «Наследственность» подводит читателя к самостоятельному активному освоению основных законов генетики, открытых Грегором Менделем и его последователями. Оценивая работу Менделя, надо сказать, что она не только создала почву для блестящего развития генетики XX века, но и ознаменовала собой рождение научной биологии. Эта работа перевела биологию из группы описательных наук о природе в группу наук точных, пользующихся математической формой установления законов природы.

Здесь уместно вспомнить слова одного из основоположников генетики датского ботаника В. Иогансена. В своей книге «Элементы точного учения об изменчивости и наследственности» он писал: «История естествознания показывает, что введение количественных методов исследования является условием действительного понимания многих явлений; имена Архимеда, Галилея, Лавуазье могут быть названы в виде иллюстрации». Именно генетика и была форпостом биологии. Она первой взяла на вооружение точный математический язык.

Описание элементарных закономерностей передачи признаков одного поколения другому, которое дается в книге Ш. Ауэрбах, возможность предвидеть результаты проводимых экспериментов прекрасно показывают на биологическом материале то, что представляет собой наука вообще. Наш гениальный ученый Д. И. Менделеев писал: «у научного изучения предмета две основные или конечные цели: предвидение и польза».

---

* Ш. Ауэрбах. Генетика в атомном веке. 2-е изд. М., Атомиздат, 1968; Ш. Ауэрбах. Генетика. 2-е изд. М., Атомиздат, 1968.

Необходимо сказать несколько слов о содержании книги. Оно несколько у́же, чем ее заглавие. Основное внимание уделяется генетике животных и очень мало говорится о генетике растений и низших одноклеточных организмов. Между тем генетика растений, особенно генетика растений, разводимых человеком, могла бы служить великолепным материалом для иллюстрации законов генетики на любом пришкольном опытном участке. Можно было бы также дать практические указания по использованию не только мухи дрозофилы в лабораторных опытах, но и простейших животных, например инфузорий. Для работы с ними достаточно иметь микроскоп, настольную лупу и набор стекол с лунками.

Книга принесет большую пользу преподавателям биологии в школах и техникумах, а также будет полезна студентам высших учебных заведений. Для желающих более углубленно изучать генетику в конце книги дан список наиболее важных книг по генетике.

Проф. В. В. Алпатов

ПРЕДИСЛОВИЕ

Генетика — наука молодая и, естественно, она только начинает завоевывать себе место в школьной программе. До сих пор эту дисциплину, и не без оснований, преподавали только учащимся, имеющим известную подготовку, ибо новейшие открытия в молекулярной биологии, обеспечившие генетике центральное место среди биологических наук, нельзя ни понять, ни оценить без соответствующих знаний основных разделов науки и особенно химии.

Мы не должны, однако, забывать, что генетика в основе своей — наука о наследственности. Она имеет дело с такими явлениями, как наследование глухоты у людей, рогов у скота, цвета перьев у попугайчиков-неразлучников и т. д., которые может наблюдать каждый и которые у большинства людей вызывают интерес. Эти явления были объяснены Менделем и его ближайшими последователями. Объяснение оказалось таким простым, что его вполне могут усвоить учащиеся, которые лишь немного знакомы с алгеброй и совсем не знают химии. Мне кажется, что в цивилизованном обществе каждый образованный человек должен представлять закономерности жизни популяций, описанные Менделем, в той же мере, в какой он разбирается в простых физиологических проявлениях собственного организма.

Более того, знание законов наследственности необходимо при решении некоторых практических вопросов, связанных с разведением животных — от попугайчиков-неразлучников до домашней птицы и крупного рогатого скота. Много сил и средств может напрасно потратить человек, взявшийся за разведение животных без знания генетики.

Еще более важной и поистине безотлагательной проблемой является изучение законов, по которым наследуются болезни и различные дефекты у человека. Мужчина или женщина, страдающие, например, слепотой, должны отдавать себе отчет о том, что этот тяжелый недуг может передаваться по наследству. То же самое должны пом-

нить и родители, которые, сами будучи здоровыми, имеют детей слепых или глухих или с какими-то иными аномалиями. В некоторых случаях элементарные знания в области генетики (когда известны родословные) помогут людям разобраться, имеют ли они дело с наследуемыми дефектами. Однако и этих сведений может оказаться недостаточно, чтобы сделать определенные выводы. В любом случае неспециалисты должны обсудить волнующий их вопрос с опытным генетиком. Многих несчастий можно было бы избежать, если бы каждый человек понимал роль наследственности в появлении тех или иных аномалий и заболеваний.

Знание основ генетики дает уверенность людям, страдающим недугами, не передающимися по наследству, что их дети не будут испытывать аналогичных страданий. Мужчина, который стал инвалидом в результате несчастного случая, или женщина, потерявшая слух после перенесенной в детстве болезни, иногда опасаются, что их детям передадутся эти дефекты. Знание же генетики убедит их в том, что такие опасения совершенно напрасны.

Именно с простейшими закономерностями наследственности, и только с ними, знакомит настоящая книга. Все, что не существенно для их понимания, здесь не рассматривается. Это особенно касается описаний процессов митоза, мейоза и оплодотворения у растений, которые даны в предельно упрощенном виде. Учащийся, уже получивший некоторую подготовку или желающий самостоятельно продолжать изучение данного предмета, должен будет несколько изменить свои представления об этих процессах, но не думаю, чтобы это вызвало большие трудности. О правильности такого подхода к изложению материала могут быть разные мнения. Мне хочется только сказать, что сделано это намеренно.

Шарлотта Ауэрбах

Институт генетики животных
Эдинбургского университета,
Эдинбург

ВВЕДЕНИЕ

Место, где я работаю, называется Институтом генетики животных. Здесь изучают наследственность разных видов животных. Одни мои коллеги исследуют наследственность домашних животных (крупного рогатого скота, овец или индеек). Другие работают с кроликами и мышами, которые содержатся у нас в специальных помещениях. Третьи для своей работы используют плодовых мушек — дрозофил. Этих маленьких мушек можно встретить всюду, где хранятся фрукты и овощи; в нашем институте их разводят в молочных бутылках на специальном корме. Наконец, некоторые из нас экспериментируют не на животных, а на дрожжах или красной хлебной плесени — нейроспоре. Однако по существу все мы изучаем одно и то же.

Те из моих друзей, которые сами не занимаются генетикой, часто не понимают сути нашей работы. Они могут, конечно, ясно представлять себе, почему полезно изучать наследование шерсти овец или меха кроликов. Большинство из них интересуется наследственностью человека. Они могут, например, заинтересоваться, почему у некоторых кареглазых родителей бывают только кареглазые дети, тогда как у других бывают и голубоглазые. Или у них может возникнуть вопрос, обязательно ли у родителей, имевших одного глухого ребенка, в дальнейшем будут дети с тем же дефектом. Они также слышали, что радиация и некоторые химические вещества могут вызывать наследственные аномалии, и понимают необходимость тщательного исследования этого вопроса.

— Но что вы можете узнать о подобных явлениях, изучая мушек или плесень? — говорят они мне.

— Я использую эти более простые организмы, потому что хочу ставить такие опыты, которые нельзя проводить на людях, — отвечаю я им. — Я никого не могу попросить жениться на слепой или глухой женщине, чтобы узнать, какие будут дети от такого брака. Но я могу скрестить мушек с длинными и короткими крыльями и наблюдать за тем, какие крылья будут у их детей и внуков. Я не

могу также подвергать людей воздействию радиации или опасных химических веществ, чтобы выяснить влияние этих факторов на потомство, но я могу это сделать с мушками, дрожжами или плесенью.

— Все это хорошо. Но таких, как мы, интересуют в первую очередь люди, а не мушки и плесень. У людей нет крыльев, и особенности, которые они наследуют от своих предков, такие, как курчавые волосы, курносый нос, одаренность или глухота, не имеют ничего общего с особенностями, которые наследуют от своих предков мухи. И какое сходство может быть между аномалиями у детей и аномалиями у плесени или мух?

После такого возражения я обычно бываю бессильна что-либо доказать. Для ответа на эти самые естественные вопросы требовалась бы небольшая книга. Именно такую книгу вы и держите в руках.

Я попыталась сделать эту книгу нетрудной для понимания и надеюсь, что мне это удалось. Тем не менее очень важно, чтобы вы читали ее внимательно и были уверены, что поняли главу, прежде чем перейдете к следующей. В противном случае вы рискуете уподобиться человеку, который лезет по шаткой лестнице, чтобы вбить гвоздь в стену. У него нет надежной опоры, поэтому вполне вероятно, что он свалится или уронит молоток, тогда как аккуратному человеку, своевременно укрепившему лестницу, забить гвоздь не составит труда. Если вы прочитаете книгу и поймете каждую главу, то получите достаточное представление о генетике и не будете задавать вопросов, подобных следующим:

— Почему у черной коровы родился сначала рыжий, а потом черный теленок? Почему коты не бывают трехцветными? Каким образом можно получить белых кроликов с длинной шерстью? Почему у родителей, имеющих глухого ребенка, второй ребенок часто оказывается также глухим?

Наконец, позвольте мне сказать о специальных терминах. Вы можете меня упрекнуть в том, что я привожу слишком много таких терминов и что это сделало книгу более трудной. Я с этим не согласна. Наоборот, думаю, что это делает ее легче. Специальные термины точнее, чем обычные слова; они позволяют сказать одним словом то, на что иначе понадобилось бы полфразы. Правда, вы должны будете их запомнить. Но это не так уж трудно, и после знакомства с первыми тремя или четырьмя главами едва

ли вам попадутся новые термины. К тому же все они приведены в словаре в конце книги. В дальнейшем знание этих терминов поможет вам понять более сложные книги, статьи или лекции по генетике.

Еще несколько слов о приложениях к этой книге. Рисунки в приложениях имеют четкие контуры и их можно легко перевести на кальку или на другую прозрачную бумагу.

Эти копии вы сможете использовать при выполнении заданий, которые приведены в конце каждой главы. Ответы на вопросы, поставленные в заданиях, вы найдете на стр. 163. Постарайтесь туда не заглядывать до тех пор, пока не получите собственные ответы.

1. ГРЕГОР МЕНДЕЛЬ

Примерно сто лет назад в Брно (Чехословакия) преподавал физику и естественную историю монах Грегор Мендель (фото 1, см. вклейку), которому после смерти было суждено стать одним из самых известных биологов мира. В свободное время он выращивал горох в монастырском саду. Делал он это из научной любознательности, а не потому, что садоводство его увлекало. Его очень интересовали удивительные проявления наследственности, о которых, как он полагал, можно было что-то узнать, экспериментируя с горохом. Мендель выбрал обычный огородный горох потому, что, во-первых, его легко выращивать, и, во-вторых, он представлен многими разновидностями.

Каждый эксперимент — это вопрос, обращенный к природе. Даст ли природа четкий ответ — зависит от постановки вопроса. Нечетко или сложно поставленный вопрос приведет к неясному ответу. И, наоборот, четкий, простой вопрос скорее приведет к ясному и простому ответу. Мендель задавал природе именно такие вопросы, и это в значительной степени определило его успех.

Если я скрещу между собой две разновидности гороха, которые различаются по определенному признаку, то каким окажется их потомство? Этот вопрос был первым вопросом Менделя.

Позвольте мне объяснить, что подразумевается под «потомством» двух разновидностей гороха. В цветке гороха вы найдете тычинки с пыльниками и пестик (рис. 1). Пыльники производят желтую пыльцу, состоящую из множества очень маленьких пыльцевых зерен. Пестик в своей нижней части несет завязь с *семяпочками* (ovules — маленькие яйца). Тонкий столбик связывает эту часть пестика с липким рыльцем. Когда пыльцевые зерна попадают на рыльце, они прорастают узкими трубками, которые прокладывают себе путь через столбик внутрь завязи. После слияния трубки с семяпочкой мы говорим, что семяпочка «оплодотворена». Позднее мы увидим, что именно при этом подразумевается. Оплодотворенная семяпоч-

ка развивается в семя, которое обычно называют горошиной. Боб содержит столько горошин, сколько было оплодотворено семяпочек в цветке. Горошины можно рассматривать как потомство растения. Они растут внутри боба, как дети в чреве матери. Когда семена освобождаются из боба и прорастают, они образуют растения следующего поколения, подобно младенцам, которые развиваются в мужчин и женщин следующего поколения.

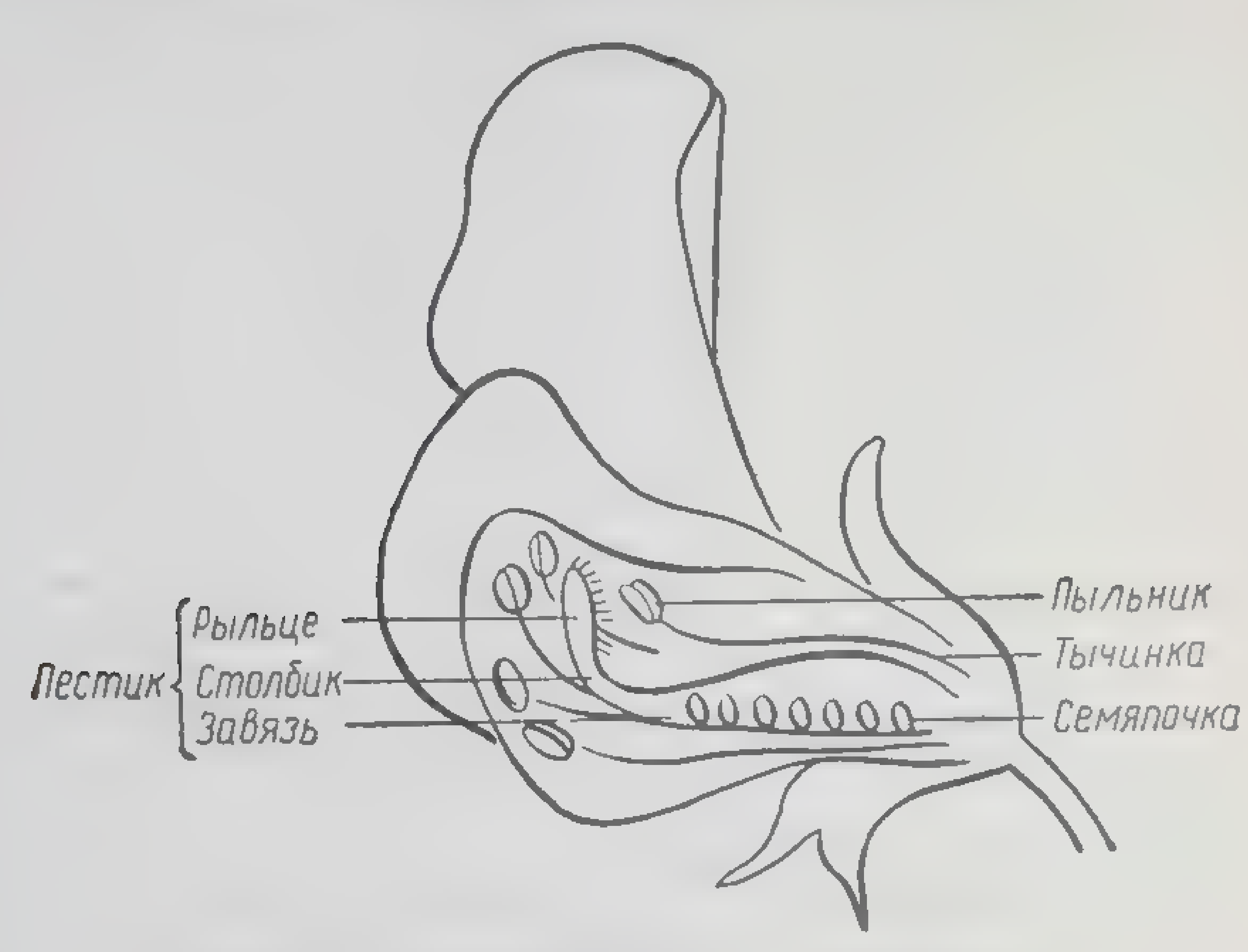


Рис. 1. Цветок гороха, в разрезе.

Горох — самооплодотворяющееся растение. Это означает, что пыльца из пыльников попадает на рыльце того же самого цветка, прежде чем он раскроется. Следовательно, одно растение является одновременно и отцовским, и материнским. Иное мы наблюдаем у растений с перекрестным оплодотворением, у таких, как роза или кукуруза. У них насекомые или ветер переносят пыльцу от одного растения к другому. У гороха, как и у всех самооплодотворяющихся растений, перекрестное оплодотворение может быть произведено только искусственно. Это делается следующим образом: в цветках одного растения (материнского) пыльники удаляют до того, как из них высыпается пыльца. Затем пыльцу из другого растения (отцовского) собирают и переносят кисточкой на рыльце материнского растения. Горошины, которые развиваются на материнском растении, являются потомством обоих растений.

Мендель скрещивал между собой несколько разновидностей гороха. Рассмотрим три эксперимента и полученные им результаты.

Сначала он скрещивал две разновидности гороха с гладкими и морщинистыми горошинами. Все горошины, выросшие на материнском растении (т. е. все потомство), оказались гладкими.

Затем он скрещивал разновидности гороха с высокими и карликовыми растениями. Все горошины, образовавшиеся в результате такого скрещивания, дали высокие растения.

Наконец, он скрещивал разновидности гороха с красными и белыми цветками. Все образовавшиеся горошины дали растения с красными цветками.

Ни в одном из этих скрещиваний не имело значения, какое растение было материнским, какое отцовским. Например, независимо от того, было ли материнское растение высоким, а отцовское — карликовым, или наоборот, результаты оставались теми же: потомство состояло из высоких растений.

Мендель провел всего семь скрещиваний между растениями, отличающимися друг от друга одной характерной особенностью, или, как говорят генетики, по одному признаку. В каждом случае потомство напоминало одного из родителей и не имело признака другого родителя. Мендель ввел два новых слова для описания этого явления. Он использовал термин *доминантный* для признака, который выявлялся в потомстве, и термин *рецессивный* (от глагола удаляться, отступать) для признака, который казался исчезнувшим. Таким образом, гладкие горошины, высокие стебли и красные цветки являются доминантными признаками, а морщинистые горошины, карликовые стебли и белые цветки — рецессивными.

Мендель считал, что оба признака — и доминантный, и рецессивный — каким-то образом присутствовали у потомства, но доминантный признак подавлял рецессивный. Если это правильно, то естественно предположить, что рецессивный признак может вновь появиться в следующем поколении. Это и было вторым вопросом Менделя. Воспользовавшись общепринятыми сокращениями: P_1 — родители, F_1 — дети (первое дочернее поколение), F_2 — внуки (второе дочернее поколение), сформулируем второй вопрос Менделя проще: появится ли вновь в F_2 рецессивный признак, который исчез в F_1.

Эксперимент для ответа на этот вопрос был проще, чем первый, так как не требовал трудоемкого скрещивания между растениями. Растения F_1 (дети) — самооплодотворяющиеся, поэтому Мендель должен был лишь дождаться, когда у них в свою очередь образуются бобы с горошинами. Эти горошины и выросшие из них растения и были внуками (F_2).

Полученные результаты подтвердили правильность предположения Менделя (рис. 2). В каждом из семи скрещиваний горошины или растения с рецессивным признаком появлялись в F_2. Более того, была выявлена четкая закономерность в соотношениях растений F_2 с доминантными и рецессивными признаками. Если мы используем знак × для обозначения слов «скрещенный с», то результаты первых трех скрещиваний сможем записать так, как показано в табл. 1.

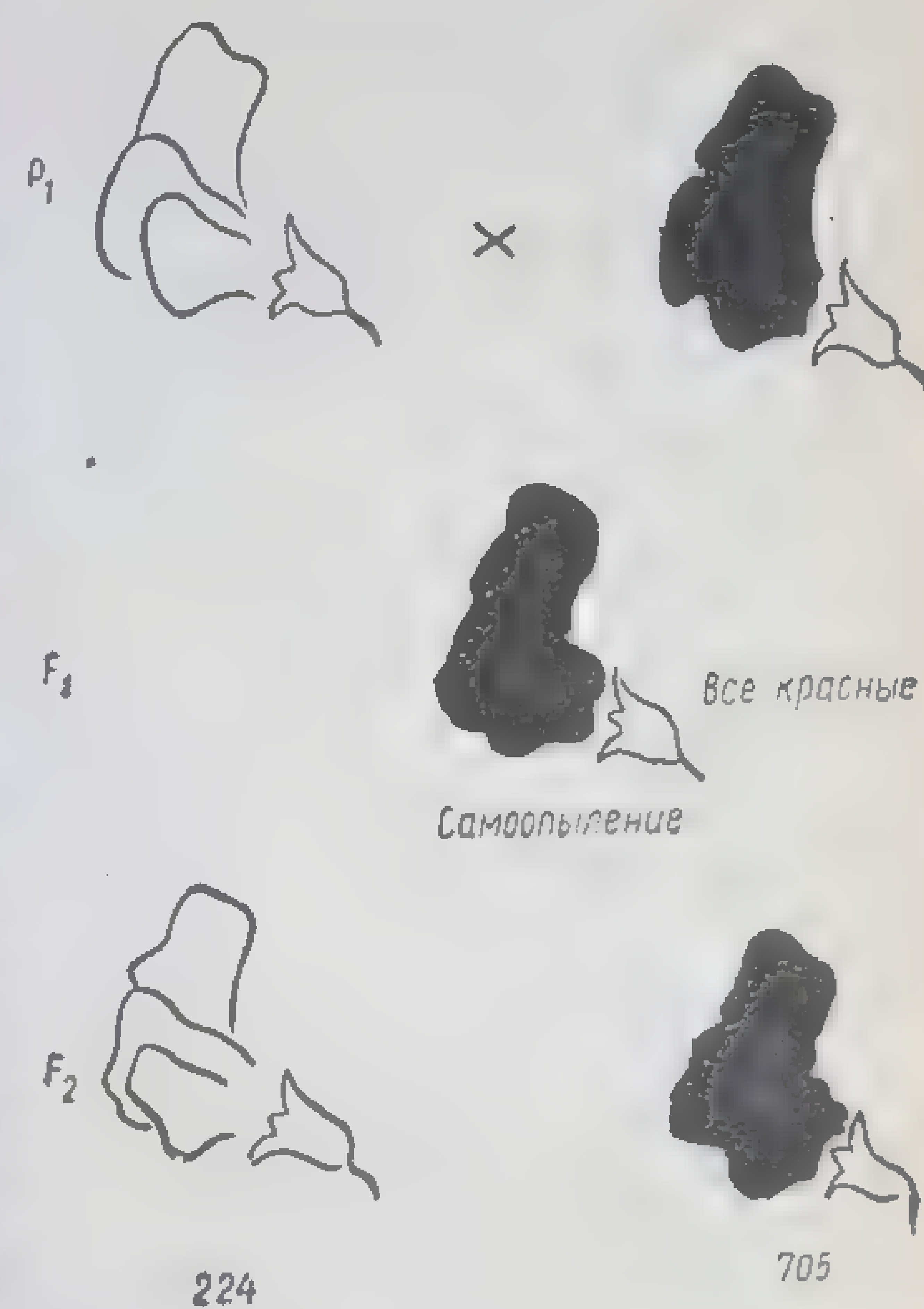


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая один из экспериментов Менделя

Из табл. 1 видно, что растений с доминантными признаками примерно в 3 раза больше, чем с рецессивными. Мендель был очень удивлен этим обстоятельством. Обладая необходимой математической подготовкой, он попы-

ТАБЛИЦА 1

P_1	F_1	F_2	
		Доминантный	Рецессивный
Гладкие × морщинистые	Все гладкие	5474 гладких	1850 морщинистых
Высокие × карликовые	Все высокие	787 высоких	277 карликовых
Красные × белые	Все красные	705 красных	224 белых

тался найти объяснение такому соотношению (3 : 1) и нашел его. Теперь мы знаем, что объяснение Менделя было правильным, но он слишком опередил свое время, чтобы ему поверили и тем более поняли его. Поэтому работа Менделя не была признана при его жизни, и ее забыли. В 1900 г., однако, три ботаника, работая в разных странах (Австрия, Германия, Голландия), вновь открыли работу Менделя. К тому времени цитологи — ученые, которые исследуют клетку под микроскопом, — сделали открытия, позволившие понять полученные Менделем результаты. Биологи были готовы принять его идеи и проверить их в дальнейших экспериментах. 1900-й год поэтому считается годом рождения современной генетики (в 1950 г. генетики праздновали полувековой юбилей своей науки).

Теперь забудем на время Менделя и его горох и подойдем к генетике совсем с другой стороны, а именно — со стороны цитологии. Это в конечном счете приведет нас опять к Менделю.

ВЫВОДЫ

1. *Признак* в генетическом смысле — это любая особенность, которую можно использовать при описании организма. Примерами признаков являются высота, вес, умственные способности, цвет глаз, форма листьев.

2. Мендель изучал наследственность, экспериментируя с горохом. Он скрещивал разновидности гороха, которые различались по одному признаку, например по окраске цветков. При всех скрещиваниях в F_1 (дети) проявлялся только один из двух признаков; другой признак, казалось бы, исчезал. Мендель использовал термины *доминантный* — для признака, который проявлялся у детей, и *рецессивный* — для признака, который не проявлялся.

3. Затем путем самооплодотворения он получал F_2 (внучатое поколение). При всех скрещиваниях рецессивный признак вновь появлялся в F_2, но внуков с доминантным признаком было примерно в 3 раза больше, чем внуков с рецессивным признаком.

4. Мендель объяснил результаты своих опытов правильно, но это объяснение в то время не оценили, так как оно слишком опередило его время. В 1900 г. работа Менделя была вновь открыта. К этому времени достижения в области цитологии позволили понять идеи Менделя.

II. ХРОМОСОМЫ

Каждое растение и животное, каждый человек называется организмом. Любой организм состоит из клеток. На рис. 3 показаны основные части клетки: клеточная оболочка, окружающая клетку; цитоплазма — вязкая жидкость, которая заполняет большую часть клетки; ядро — более плотное тело, взвешенное в цитоплазме.

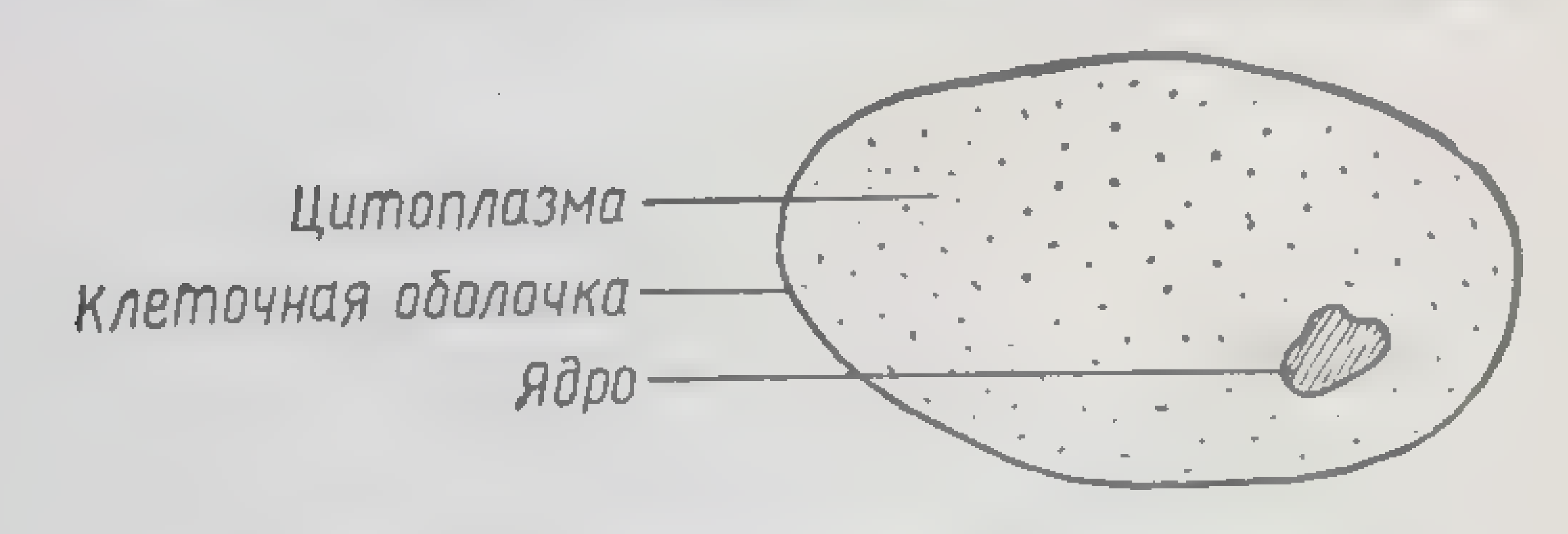


Рис. 3. Основные части клетки.

Многие мелкие организмы, например бактерии, состоят из одной клетки. В питательной среде такая клетка растет и, когда она достигает определенных размеров, делится на две. Вскоре две новые клетки в свою очередь делятся, в результате чего образуются четыре клетки; так продолжается до тех пор, пока существует запас питательных веществ (рис. 4). В благоприятных условиях многие тысячи бактерий могут образоваться из одной клетки. В более сложных организмах клетки также делятся, но вновь образовавшиеся клетки остаются вместе. Жизнь животного или человека начинается с одной клетки — с оплодотворенной яйцеклетки (рис. 5), в то время как организм взрослого человека состоит из многих миллиардов клеток.

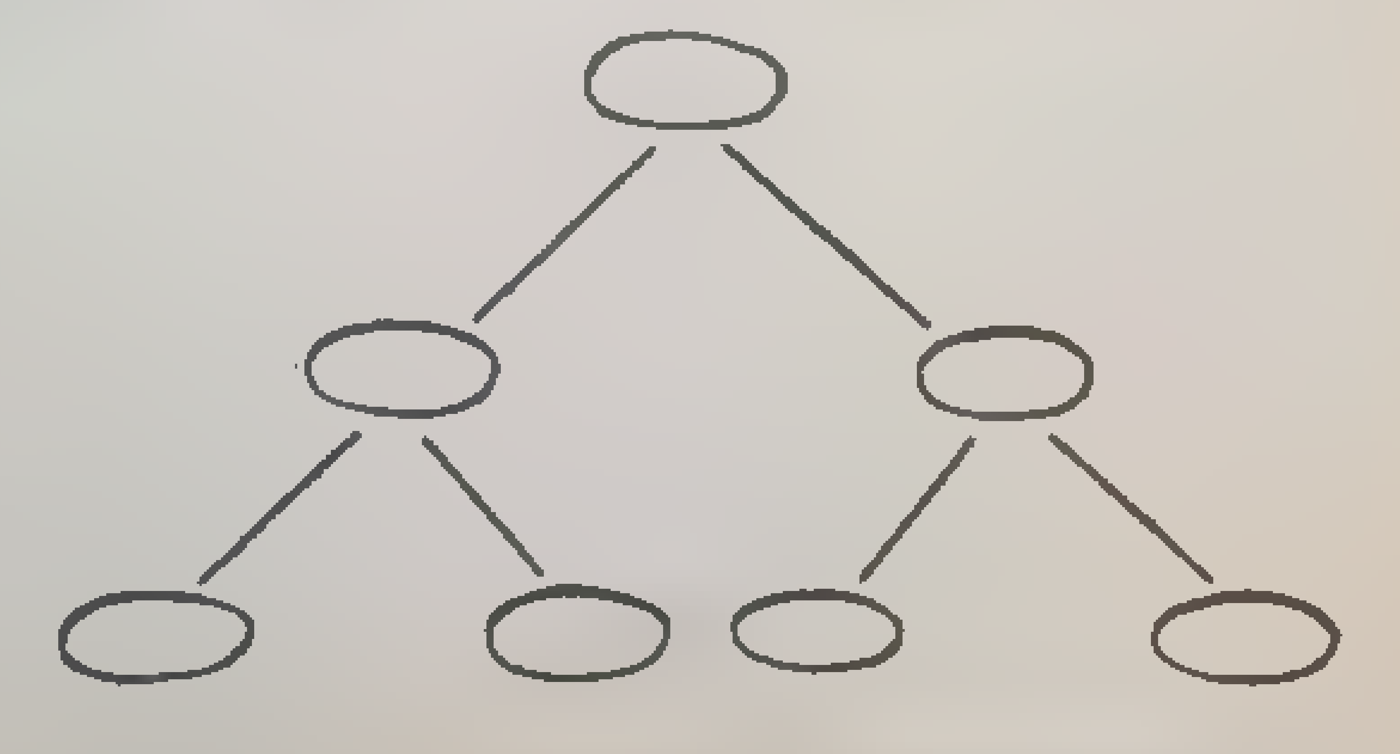


Рис. 4. Деление бактерий.

Существенную роль в жизни клетки играет ядро. Клетка, лишенная ядра, не может делиться и вскоре погибает. В ядре имеются *хромосомы* (от греческого слова, означаю-

щего «окрашенные тела»). Это очень тонкие нити, которые при делении клетки сокращаются, образуя более плотные, способные окрашиваться структуры, и тогда их можно видеть под микроскопом. На фото II видны хромосомы в клетке корня лилии.

Перед делением клетки каждая хромосома образует другую, точно такую же хромосому. Иначе говоря, уже к

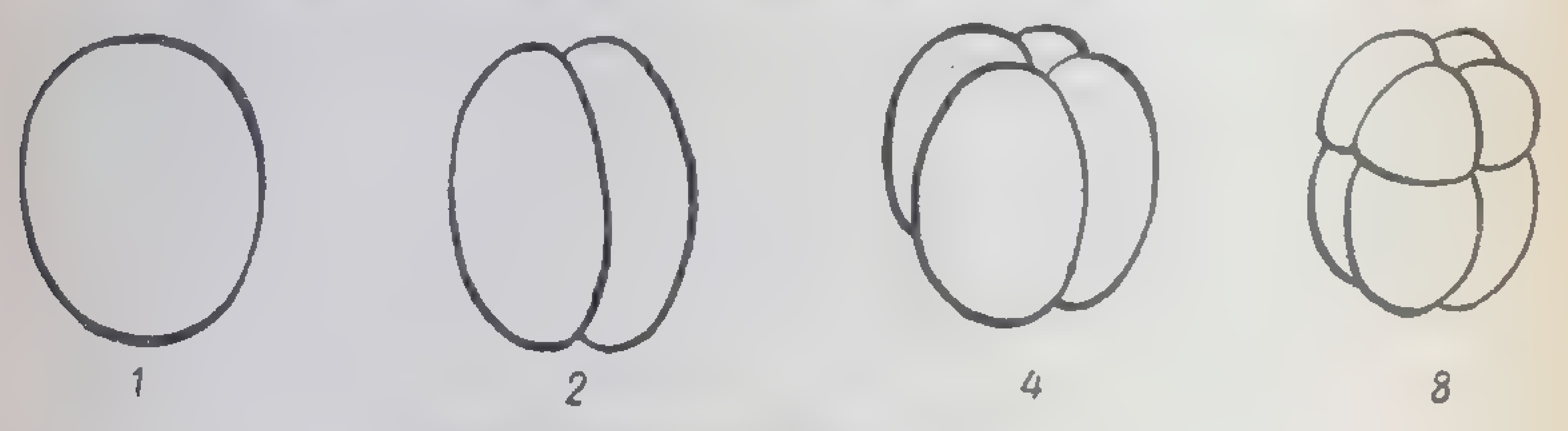


Рис. 5. Деление яйцеклетки.

началу деления клетки все хромосомы оказываются удвоенными. Когда исходная клетка делится на две, удвоенные хромосомы отделяются друг от друга и расходятся в новые клетки (фото III). В результате каждая из этих клеток получает точно такие же хромосомы, какие имела исходная клетка (рис. 6). Этот процесс называется *митозом* (от греческого слова mitos — нить). Более подробное описание митоза можно найти в учебниках по биологии. Для наших целей достаточно запомнить, что все клетки, образовавшиеся друг от друга путем митоза, содержат одинаковые хромосомы. В частности, все клетки тела человека имеют одинаковые хромосомы, поскольку все они произошли в результате митотических делений из одной исходной клетки.

Организмы, относящиеся к разным биологическим видам (человек, кролик, медоносная пчела, огородный горох, кукуруза), имеют разное число хромосом. У человека каждая клетка содержит 46 хромосом, у мыши — 40, у кукурузы — 20, у гороха — 14, у конских бобов — 12 хромосом. Вы можете спросить, не случайно ли все приведенные числа являются четными. Оказывается, не случайно. Числа хромосом четные потому, что хромосомы в клетках существуют в парах. На фото IV показаны хромосомы женщины в белой кровяной клетке (лейкоците), на фото V — те же хромосомы, расположенные парами. Они уже расщепляются в процессе подготовки к делению. Некоторые пары выделить легко; правильность подборки

других пар, особенно образуемых хромосомами средних размеров, вызывает подчас сомнение. Но даже в тех случаях, когда нельзя различить хромосомы разных пар по размеру или по форме, можно быть уверенным, что такие пары существуют, так как имеется один особый вид деления, при котором хромосомы сами соединяются попарно.

Это деление происходит в половых органах, т. е. в завязях и пыльниках у растений или в яичниках и семенниках у животных. Оно называется *редукционным делением*, так как приводит к уменьшению числа хромосом вдвое. Это очень точный процесс (рис. 7). На ранней стадии редукционного деления партнерные хромосомы сближаются, ложатся вплотную друг к другу и остаются в таком положении до начала деления клетки (фото VI). Затем они рас-

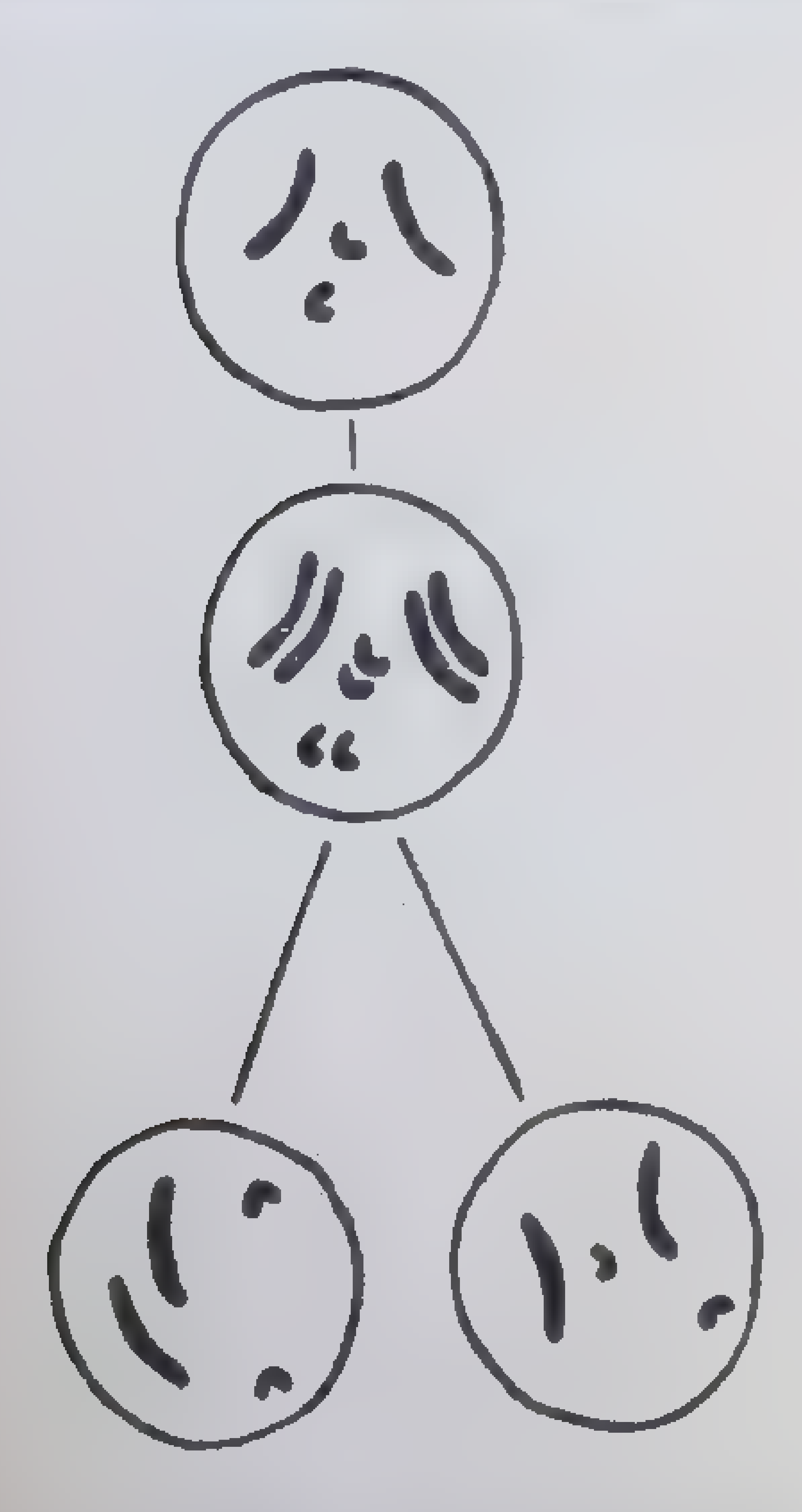


Рис. 6. Митоз в клетке, содержащей две пары хромосом. Каждая хромосома создает свою точную копию. После деления копия и оригинал хромосомы направляются в две новые клетки; в результате каждая из них получает точно такие же хромосомы, какие были в исходной клетке.

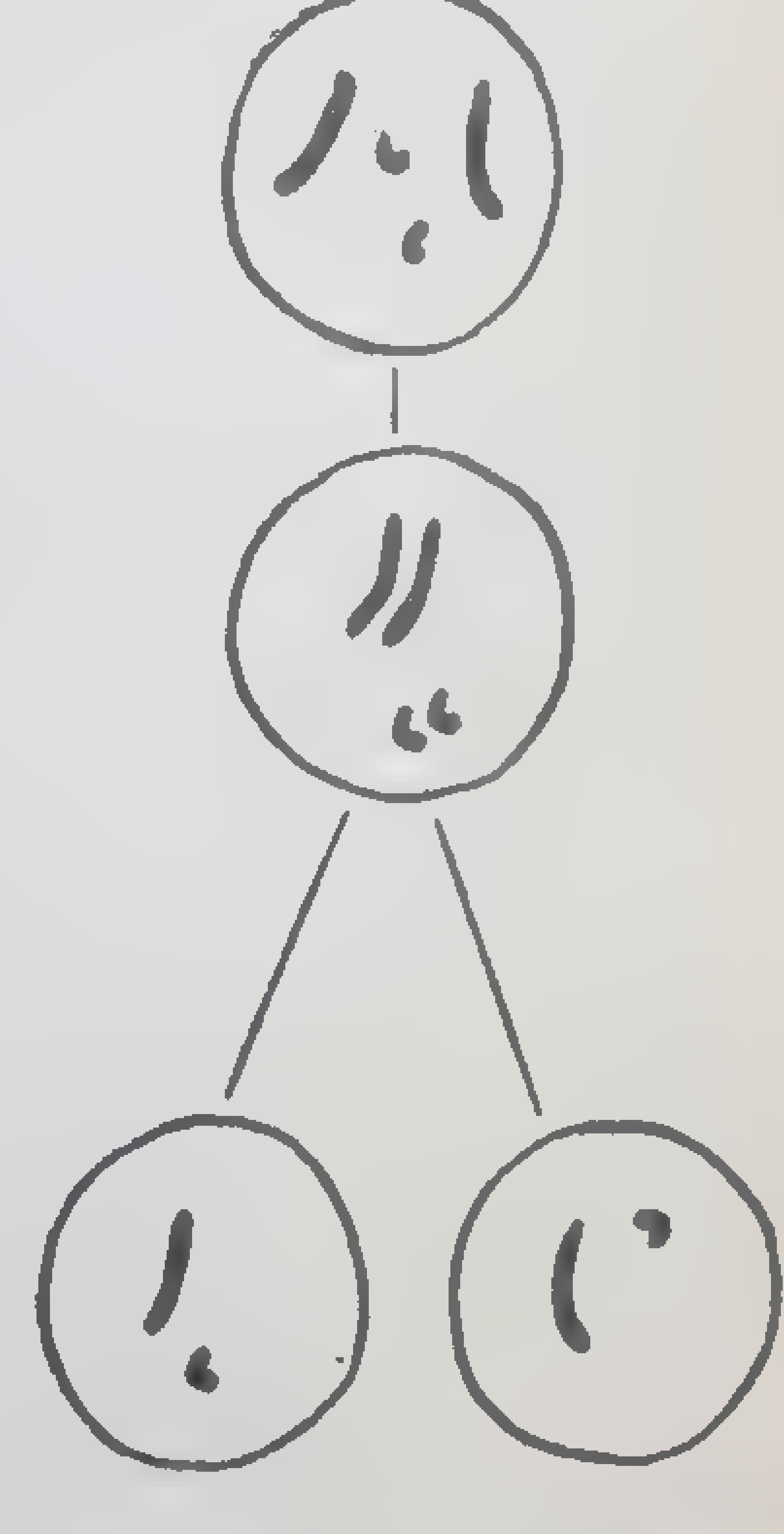


Рис. 7. Редукционное деление в клетке, содержащей две пары хромосом. Партнерные хромосомы группируются парами при делении. Хромосомы каждой пары клеток порознь направляются в две новые клетки; в результате каждая получает только одну хромосому каждой пары.

ходятся и порознь направляются в две новые клетки Эти клетки, таким образом, получают только одну хромосому каждой пары и имеют поэтому вдвое меньше хромосом, чем клетка, из которой они произошли. Клетки или ядра, содержащие по одной хромосоме каждой пары, т. е. имеющие один набор хромосом, называются *гаплоидными* (от греческого слова «одиночный»). Клетки, содержащие обе хромосомы каждой пары, т. е. имеющие два набора хромосом, называются *диплоидными* (от греческого слова «двойной»).

Практически все клетки тела являются диплоидными, и только клетки, образовавшиеся при редукционном делении, гаплоидны. У человека, например, диплоидные клетки содержат 46 хромосом, которые можно рассматривать как два набора по 23 хромосомы. Редукционное деление разъединяет эти два набора, в результате образуются гаплоидные клетки с одним набором, состоящим из 23 хромосом.

Редукционное деление — первая ступень в процессе, названном *мейозом* (от греческого слова «уменьшение») В результате мейоза формируются *гаметы* (от греческого слова gamos — женитьба, брак). Гаметы сливаются при оплодотворении и дают начало потомству. У животных гаметы называются *яйцеклетками* и *сперматозоидами* (от греческого слова spermatozoon — семя животного). На рис. 8 показано, каким образом формируются гаметы у животных. Как у самцов, так и у самок редукционное деление приводит к образованию двух гаплоидных клеток из одной диплоидной. Вслед за первым мейотическим делением наступает второе мейотическое деление, при этом каждая гаплоидная клетка делится на две, так же, как в митозе, и к концу мейоза из одной диплоидной клетки образуются четыре гаплоидных. Последние ступени в формировании гамет у самцов и самок протекают по-разному. У самца все четыре гаплоидные клетки превращаются в сперматозоиды. У самки очень сильно разрастается одна клетка. В ней откладываются запасы питательных веществ (желток) для будущего эмбриона; она развивается в яйцеклетку.

Другие три гаплоидные клетки не увеличиваются в размерах и вскоре разрушаются; они называются полярными тельцами, потому что остаются на одном полюсе яйцеклетки. Какая из четырех гаплоидных клеток превратится в яйцеклетку — дело случая.

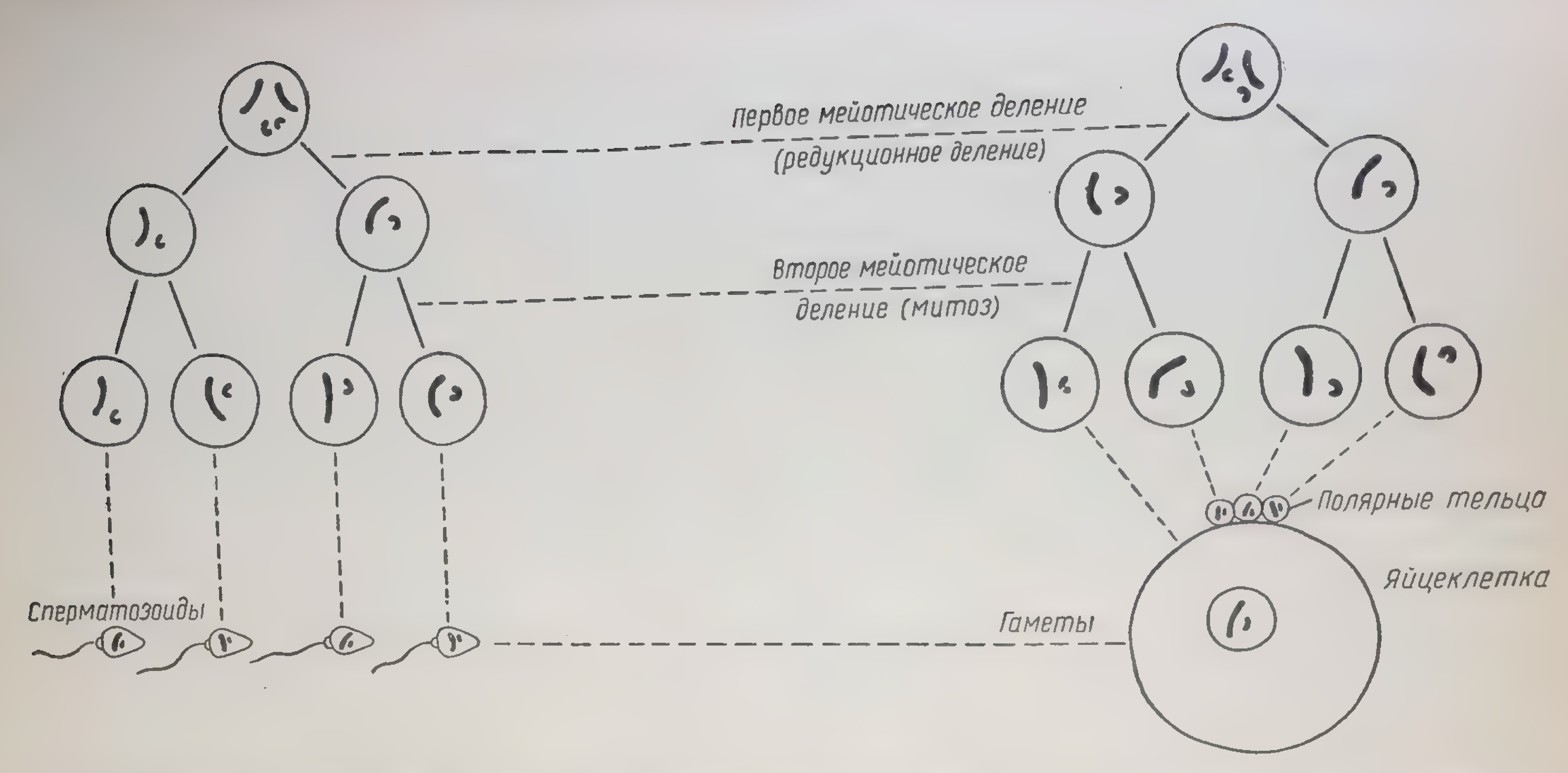
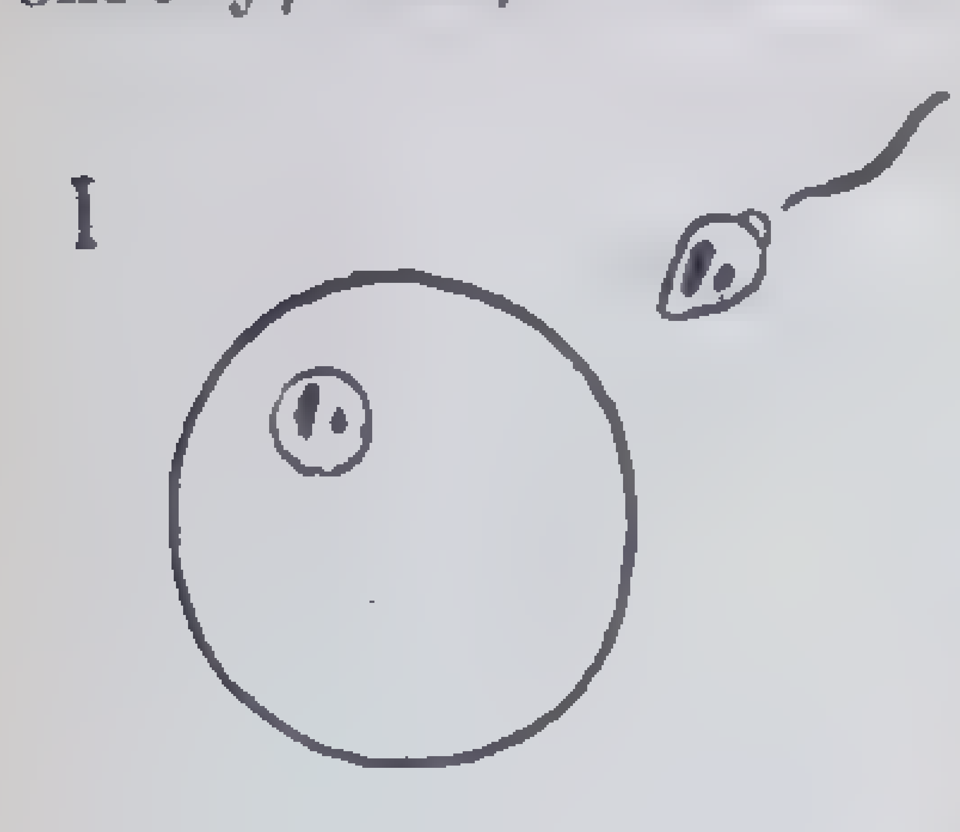


Рис. 8. Мейоз и образование гамет у самца (слева) и самки (справа) с двумя парами хромосом. У самца все четыре гаплоидные клетки образуют сперматозоиды. У самки одна гаплоидная клетка развивается в яйцеклетку, а три остальные образуют полярные тельца, которые позднее разрушаются. (Сперматозоиды и яйцеклетка изображены в разных масштабах. На самом деле яйцеклетка несоизмеримо больше сперматозоида.)

При *оплодотворении* сперматозоид проникает в яйцеклетку (рис. 9). Оплодотворенное яйцо называется *зиготой* (от греческого слова zygosis — соединение ярмом).

Ядра яйцеклетки и сперматозоида, сливаясь, образуют зиготу, так, что зигота опять диплоидна: она содержит один набор хромосом, полученный от отца, а другой — от матери. Зигота развивается в зародыш и в итоге из нее образуется взрослый организм. Этот процесс сопровождается большим числом клеточных делений. Поскольку все эти деления протекают по типу митоза, каждая клетка организма диплоидна и содержит те два набора хромосом, которые соединились при оплодотворении. Когда в таком диплоидном организме формируются гаметы, они снова получают гаплоидный набор хромосом. После слияния гамет вновь начинает формироваться следующее диплоидное поколение. Так из поколения в поколение каждый диплоидный организм, возникающий из гаплоидных гамет, в свою очередь, по достижении половой зрелости, образует гаметы.





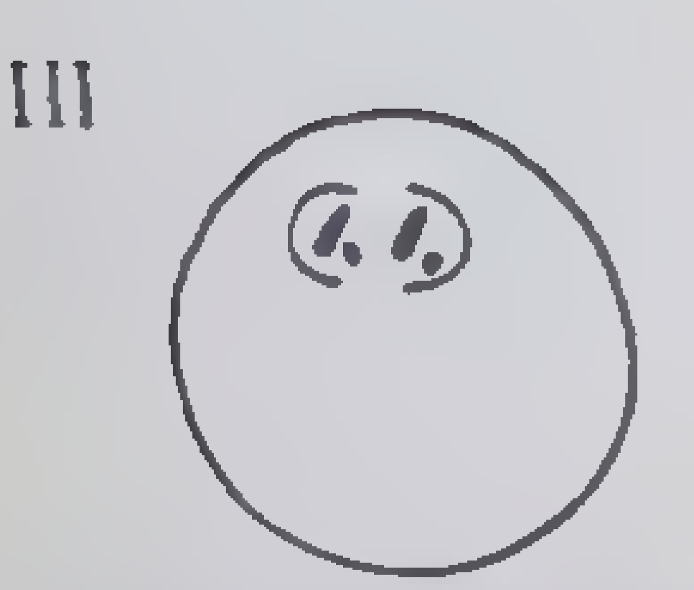


Рис. 9. Оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом:

I — сперматозоид приближается к яйцеклетке. Обе гаметы гаплоидны (две хромосомы); *II*—сперматозоид проникает в яйцеклетку; *III*—ядра сперматозоида и яйцеклетки сливаются. Оплодотворенная яйцеклетка диплоидна (две пары хромосом).

На рис. 10 показан цикл чередования гаплоидной и диплоидной стадий у птиц.

У растений мейоз происходит точно так же, как и у животных, но последующие стадии формирования гамет у растений протекают сложнее.

Мы можем не рассматривать эти стадии, поскольку они не имеют отношения к вопросам, которых касается настоящая книга.

Гаметы цветковых растений представляют собой гаплоидные ядра; мужское ядро формируется в пыльце-

вом зерне, а женское — в семяпочке. Когда семяпочка сливается с пыльцевой трубкой, мужское и женское ядра соединяются и образуют диплоидную зиготу.

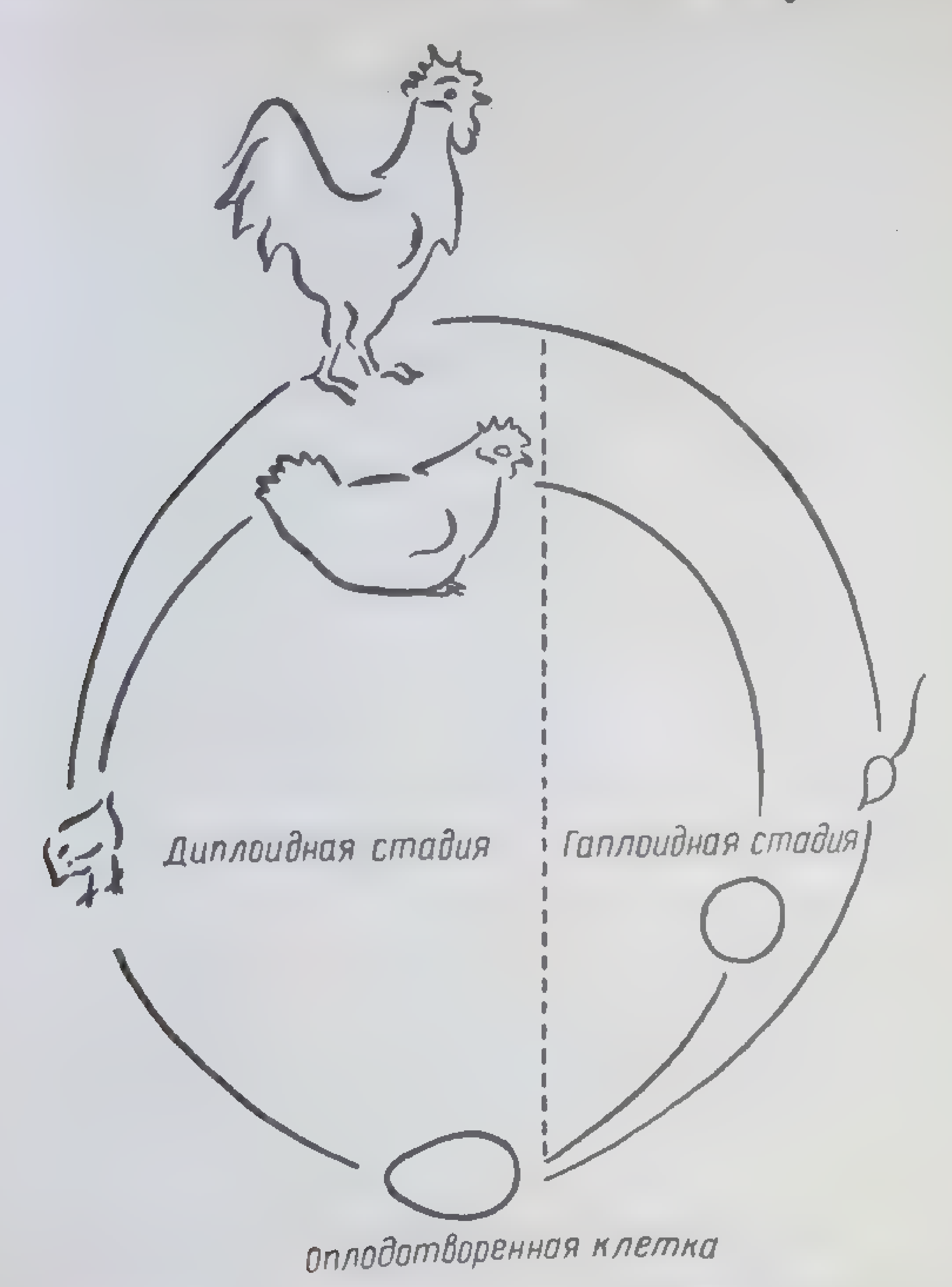


Рис. 10. Диплоидная и гаплоидная стадии в жизненном цикле животного.

ВЫВОДЫ

1. Организм состоит из клеток. Каждая клетка имеет ядро. Внутри ядра находятся хромосомы.

2. Перед делением каждая хромосома создает другую, точно такую же хромосому. Идентичные хромосомы порознь направляются в две новые клетки. Этот процесс называется *митозом*. Клетки, которые образуются в результате митоза, содержат одинаковые хромосомы. Все клетки любого организма имеют одинаковые хромосомы.

3. Каждый биологический вид характеризуется определенным числом хромосом.

4. Хромосомы всегда бывают парными. Хромосомы любой пары (называемые *гомологичными* хромосомами) имеют одинаковые размеры и форму.

5. Гаметы — это клетки, обеспечивающие образование потомства. Они формируются в процессе, который называется *мейозом*. Главным в мейозе является редукционное деление, уменьшающее число хромосом вдвое.

6. Гаметы имеют только половину того числа хромосом, которое свойственно всем остальным клеткам данного организма. Каждая гамета содержит один хромосомный набор, т. е. имеет по одной хромосоме каждой пары.

7. Клетки, которые имеют один хромосомный набор, называются *гаплоидными*; клетки, которые имеют два хромосомных набора, называются *диплоидными*. Гаметы гаплоидны. При оплодотворении они образуют диплоидную *зиготу*, развивающуюся в диплоидный организм. В мейозе диплоидный организм образует гаплоидные гаметы, которые способны дать начало следующему поколению.

Задание

1. В приложении 1 изображены сильно увеличенные хромосомы, которые встречаются в клетках некоторых видов травянистых растений. Сделайте копию рисунка, вырежьте хромосомы, расположите их парами и наклейте в рабочую тетрадь.

Таким методом пользуются и ученые, которые при изучении хромосом нередко располагают их парами (см. фото V).

2. Клетки корешка лука содержат 16 хромосом: а) чему равно диплоидное число хромосом у лука? б) чему равно гаплоидное число?

3. У собак гаплоидное число хромосом равно 39. Сколько хромосом: а) в сперматозоиде, б) в клетке кожи, в) в яйцеклетке до оплодотворения, г) в оплодотворенной яйцеклетке?

III. ГЕНЫ

Большинство признаков и структур организма имеет определенное значение для его жизни, и часто мы сразу же можем угадать, в чем оно заключается. Так, густой мех говорит нам, что животное обитает в районах с холодным климатом, пушинки на семенах одуванчика свидетельствуют о том, что семена распространяются ветром. Но в чем же значение хромосом? Очевидно, это очень важные структуры, так как природа, создав митоз и мейоз, позаботилась тем самым о том, чтобы каждая клетка имела постоянное число определенных хромосом. Главное значение хромосом заключается в том, что они являются носителями генов. Гены — самые существенные частицы, лежащие в основе жизни. Они располагаются вдоль хромосом, подобно бусинам на нитке. Гены слишком малы, чтобы их можно было увидеть даже под очень сильным микроскопом, но в отдельных случаях их местоположение обнаруживается — по наличию вздутий и перетяжек в некоторых больших хромосомах. Это видно на фото VII, где показаны гигантские хромосомы некоторых клеток маленькой плодовой мушки дрозофилы.

Чтобы понять значение генов, сравним организм с фабрикой, где одновременно протекает огромное число процессов. Группы рабочих выполняют отдельные операции в соответствии с чьими-то точными указаниями. На живой фабрике организма эти указания дают гены.

Едва ли существует в организме признак, который не находился бы в какой-то степени под контролем генов. Гены контролируют окраску и форму животных и растений, способность животных видеть, слышать, обонять, скорость, с которой молодое животное растет при соответствующем питании, и то, в какой мере ребенок поддается воспитанию. Гены оказывают влияние как на самые основные жизненные процессы, так и на их внешние проявления. Они действуют на каждой стадии развития организма и в течение всей его жизни.

Это тем не менее вовсе не означает, что гены — всемогущий фактор, определяющий развитие. Подобно произ-

водственным процессам на фабрике, жизненные процессы зависят и от снабжения необходимыми материалами, и от многих других обстоятельств. Гены, определяющие нормальный рост, не могут полностью проявиться у растений, выращиваемых на бедной почве, или у животных, которые плохо питаются. Выдающиеся умственные способности, определяемые генами, могут остаться не выявленными у детей, не получивших образования. Развитие на каждой ступени контролируется взаимодействием генов и внешней

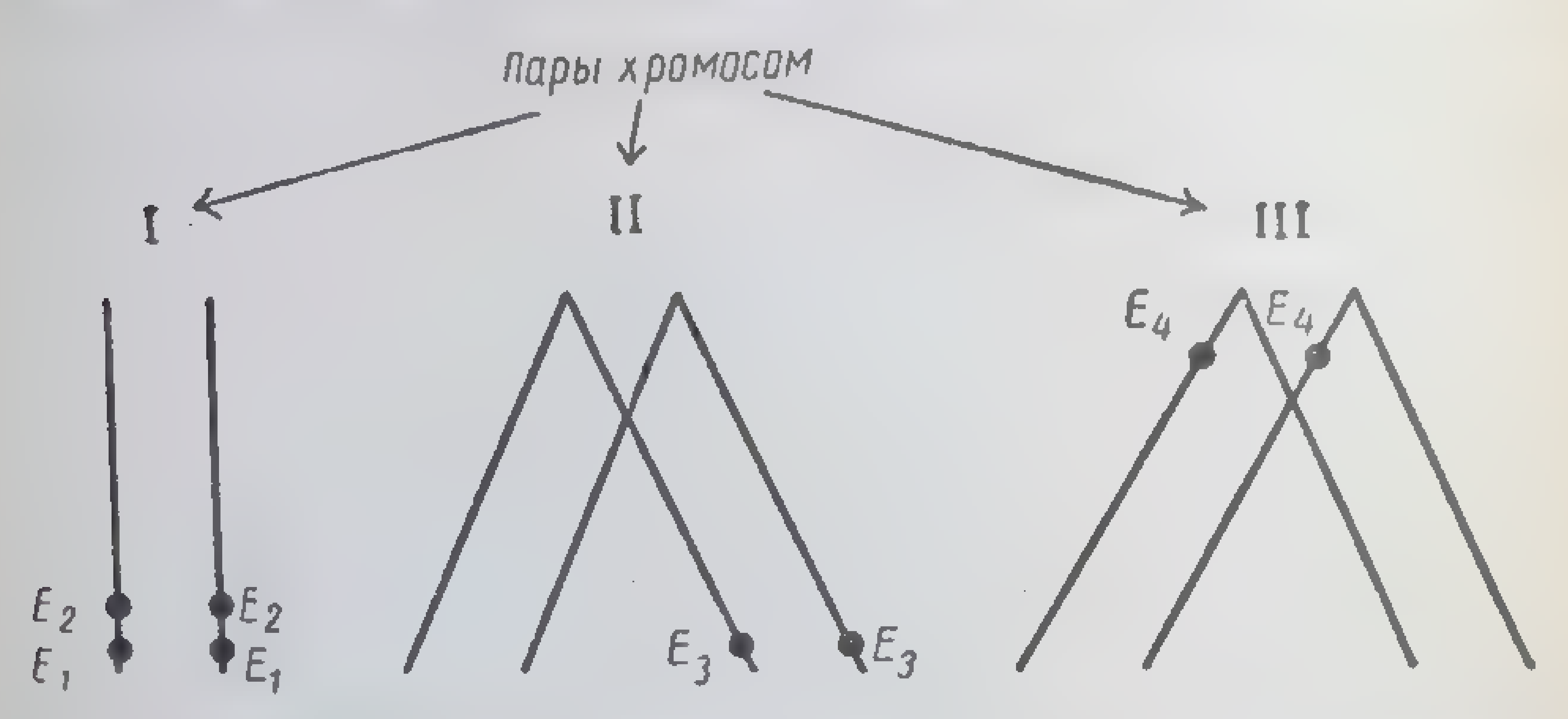


Рис. 11. Положение четырех генов ($E_1 - E_4$), контролирующих цвет глаз, в парных хромосомах дрозофилы.

среды. Это необходимо хорошо запомнить, хотя в следующих главах мы будем иметь дело главным образом с генами и очень мало — с окружающими условиями. В главе XVIII мы вернемся к обсуждению вопроса о взаимодействии генов и внешней среды.

На большом производственном предприятии, например автомобильном заводе, машину собирают из независимо изготовленных деталей; многие из этих деталей делают группы рабочих, каждый из которых выполняет в общем производственном процессе незначительные операции на конвейерной ленте. Так и на «фабрике» живого организма даже, казалось бы, самые простые признаки, например форма горошин, цвет глаз или способность слышать, определяются многими генами. Каждый ген контролирует одну ступень какого-то определенного процесса.

На рис. 11 показано положение четырех генов (всего их несколько десятков), контролирующих цвет глаз у дрозофилы. Эти гены расположены в трех парах хромосом. В отличие от рабочих, выполняющих какие-то операции на конвейерной ленте, гены, контролирующие один и

тот же процесс, не обязательно находятся в непосредственной близости друг к другу.

Каждый ген имеет своего партнера, находящегося в соответствующем месте парной хромосомы. Иначе говоря, парные хромосомы всегда одинаковы не только по размеру и форме, но и по генам, которые они несут. Гены, положение которых указано черными точками, занимают одно и то же положение в хромосомах каждой клетки, и когда хромосома соединяется со своим партнером в мейозе, каждый ее участок оказывается рядом с соответствующим участком парной хромосомы.

При редукционном делении партнерные гены, находящиеся в парных хромосомах, попадают в разные клетки. Ядра гамет содержат один набор генов, заключенных в одном наборе хромосом. При оплодотворении партнерные гены объединяются в зиготе, и новый организм начинает жизнь, имея два набора генов: один полученный от матери, другой — от отца. В результате каждого митоза новые клетки получают такие же хромосомы и гены, которые находились в оплодотворенной яйцеклетке. Поэтому в конце концов оказывается, что все клетки организма содержат те же гены, которые были в гаметах, образовавших зиготу.

В каждой клетке присутствуют все гены, но не все они находятся в активном состоянии. Так, гены, определяющие цвет глаз, не функционируют в клетках сердца, гены, определяющие рост костей, не функционируют в клетках печени. Однако нередко гены имеют и несколько различных проявлений. Например, альбиносы всегда имеют и белую окраску шерсти, и розовый цвет глаз, и так называемые японские вальсирующие мыши всегда глухие. В этих случаях, по-видимому, нарушение какой-то начальной ступени процесса, контролируемой данным геном, имеет различные проявления, подобно тому как ошибка, сделанная одним из рабочих на конвейере, может привести к браку изготовленной детали.

Большинство генов существует в нескольких различных формах, называемых *аллеломорфами* (от греческих слов «различные формы»), или сокращенно *аллелями*. Аллели занимают одинаковое положение в хромосомах данной пары и участвуют в одних и тех же процессах, но различаются своим действием. Их можно сравнить с рабочими, которые выполняют одну и ту же операцию, например внешнюю окраску автомобиля, но один из них

красит черной краской, а другой — красной. Пары признаков, с которыми имел дело Мендель, обусловлены парой *аллеломорфных*, или *аллельных* генов. Так, у человека один из генов, контролирующий цвет глаз, существует в форме двух различных аллелей: один определяет карий цвет глаз, а другой — голубой.

У каждого организма парные гены могут быть или одинаковыми, или разными. Когда они одинаковы, организм называют *гомозиготой* (от греческого слова homos — подобный) или гомозиготным по данному гену. Ребенок с двумя партнерными генами, определяющими карий цвет глаз, является гомозиготным по аллелю кареглазия и имеет карие глаза. Точно так же ребенок с двумя генами, определяющими голубой цвет глаз, гомозиготен по аллелю голубоглазия и имеет голубые глаза. Когда организм несет два разных аллельных гена, он называется *гетерозиготой* (от греческого слова heteros — непохожий) или гетерозиготным по данному гену. Ребенок, который имеет один аллель, определяющий карий цвет глаз, а другой — голубой цвет глаз, гетерозиготен по этой паре генов. Какие будут у него глаза: карие, голубые или промежуточного цвета? Чтобы ответить на этот вопрос, вернемся к Грегору Менделю и его гороху. Он скрещивал растения, различающиеся по одному признаку, т. е. как мы теперь можем сказать, растения, которые несли разные аллели одного гена. Один из генов, контролирующий форму горошин, представлен двумя аллелями: гладким и морщинистым. (Это выражение удобно в разговорной речи, но при его использовании следует помнить, что не аллели, а горошины являются гладкими или морщинистыми.) Другой ген, контролирующий высоту растения, также представлен двумя аллелями: высоким и карликовым. И, наконец, третий ген, контролирующий окраску цветков, представлен красным и белым аллелями. Напомню, что в каждом случае только один из аллелей проявлялся в F_1. Воспользовавшись терминологией Менделя, можно сказать, что в его экспериментах один из аллелей был доминантным, другой — рецессивным. То же самое справедливо для нашего примера с человеком: организм, гетерозиготный по карему и голубому аллелям, имеет карие глаза; таким образом, карий аллель — доминантный, голубой — рецессивный (рис. 12).

Мендель полагал, что доминирование — это общее правило, в связи с чем гетерозигота всегда выглядит как доми-

нантная гомозигота. Однако так бывает не во всех случаях. Нередко оба аллеля проявляют свое действие в гетерозиготном организме, который поэтому отличается от любого гомозиготного. Мендель обнаружил бы это сам, если бы он экспериментировал, например, с львиным зевом, а не с горохом; у львиного зева гетерозигота по красной и

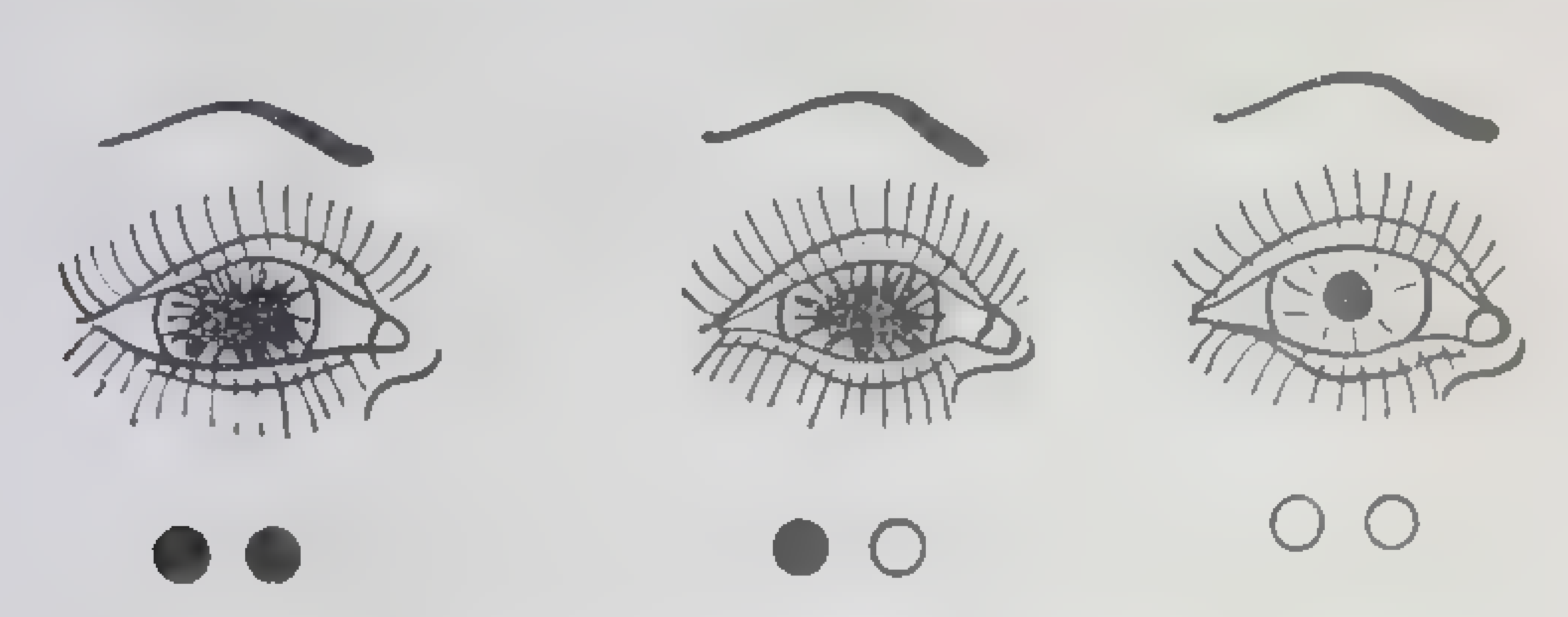


Рис. 12. Доминирование карей окраски глаз над голубой:
●-ген карих глаз; ○-ген голубых глаз.

белой окраске цветка имеет розовые цветки, а не красные, как у гороха (рис. 13) При этом ни один из аллелей не может быть назван ни доминантным, ни рецессивным. Подобное явление часто называют *неполным доминированием.*

Рассмотрим два примера неполного доминирования.

Гетерозиготные особи по аллелям окрашенной и белой шерсти у шортгорнского скота имеют смесь окрашенных (рыжих или черных) и белых волос. Будут окрашенные волосы рыжими или черными, зависит от аллелей другого гена. Если они рыжие, то гетерозиготы называются чалыми; если они черные, как в случае скрещиваний с черной абердин-ангусской породой, гетерозиготы — серо-голубые У человека один аномальный ген вызывает особый тип анемии (не-

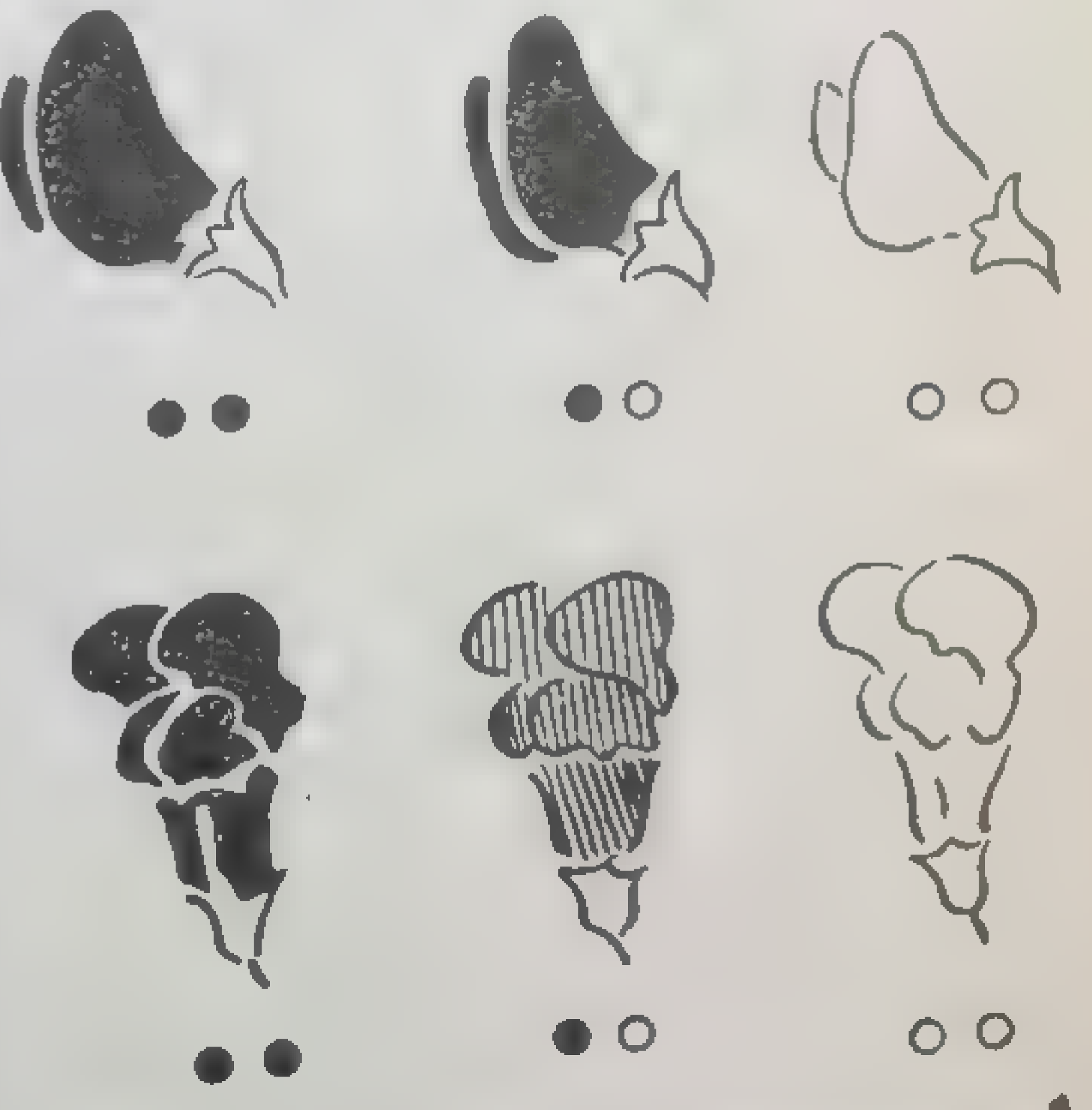


Рис. 13. Полное и неполное доминирование красной окраски цвета над белой:
●-ген красной окраски; ○-ген белой окраски.

достаток красных кровяных клеток), если индивидуум гомозиготен. Люди, гетерозиготные по этому гену, как и люди с двумя нормальными аллелями, не страдают этим заболеванием. Тем не менее исследование крови у таких людей обнаруживает также некоторые признаки болезни, которые вызываются присутствием одного аномального аллеля.

Гены, которые несет организм, составляют его *генотип*. Практически невозможно знать все гены, составляющие генотип даже простейших организмов, но часто нам известен генотип по некоторым парам генов. Генотипы можно записать в виде формул, если обозначить гены буквами. Ген можно обозначить любой буквой, но при этом однажды выбранную букву следует использовать для всех аллелей этого гена. Если мы рассматриваем только два аллеля (как было в ранее приведенных примерах), то доминантный аллель обозначается заглавной буквой, а рецессивный — маленькой. Когда ни один из аллелей не доминирует, то безразлично, какой из них будет обозначен заглавной буквой, а какой — маленькой. Допустим, нам нужно выбрать буквы для обозначения двух менделевских аллелей, определяющих окраску цветков у гороха Подходящими буквами были бы *r* (от *red* — красный) или *w* (от white — белый). Какую бы букву мы ни выбрали, ее необходимо использовать для обозначения обоих аллелей и она должна быть заглавной для красного доминантного аллеля и маленькой — для белого рецессивного. Таким образом, мы можем записать красный аллель как *R* и белый как *r* или соответственно *W* и *w*. У львиного зева ни один аллель не является доминантным, поэтому можно использовать заглавные буквы *R* или *W* для красного и маленькие *r* или *w* для обозначения белого аллеля, или наоборот, заглавные — для обозначения белого и маленькие — для красного. Если *генотип* характеризует наличие определенных генов в организме, то *фенотип*— это их внешнее проявление. В табл. 2 указаны все рассмотренные нами генотипы и фенотипы Вы видите, что громоздкие описания генотипов могут выглядеть весьма изящно.

В этих формулах не имеет значения, запишете ли вы гетерозиготу как *Bb* или *bB* или же обозначите ее дробью B/b, или $\frac{B}{b}$ Следует только запомнить, что гены образуют пары. Об исключениях из этого правила мы сейчас говорить не будем.

В этой книге ниже вы найдете формулы, в которых одна буква заменена +. Это можно сделать в тех случаях, когда необходимо указать на различие между нормальным и аномальным аллелями. Однако это не всегда можно сделать. Нормально ли для человека иметь карие глаза

ТАБЛИЦА 2

Организм	Аллели	Генотип	Фенотип
Человек	*B* — карие *b* — голубые	*BB* *bb* *Bb*	Карие глаза Голубые » Карие »
Горох	*T* — высокие *t* — карликовые	*TT* *tt* *Tt*	Высокие растения Карликовые » Высокие »
	Rp — гладкие *rp* — морщинистые	*Rp Rp* *rp rp* *Rp rp*	Гладкие горошины Морщинистые » Гладкие »
	R — красные *r* — белые	*RR* *rr* *Rr*	Красные цветки Белые » Красные »
Львиный зев	*R* — красные *r* — белые	*RR* *rr* *Rr*	Красные » Белые » Розовые »
Шортгорнский скот	*W* — белые *w* — окрашенные (рыжие)	*WW* *ww* *Ww*	Белые животные Рыжие » Чалые »
То же	*W* — белые *w* — окрашенные (черные)	*WW* *ww* *Ww*	Белые » Черные » Серо-голубые »

или голубые или для спаниеля — рыжую или черную шерсть? На подобные вопросы нельзя ответить. В таких случаях оба аллеля должны быть записаны буквами. Однако ясно, что ребенок, рожденный глухим или с лишними пальцами, не нормален. В этом случае формулу можно упростить, обозначив нормальный аллель знаком + Если мы выберем букву *d* для обозначения гена глухоты и букву *P* для обозначения гена, вызывающего образова-

ние лишних пальцев (от слова polydactyly — множество пальцев), то гетерозиготы по этим генам можно обозначить следующими формулами: $+d$ и $+P$. Тот факт, что мы использовали маленькую букву d в первой формуле и большую букву P во второй, означает, что из двух аномальных генов первый рецессивен, а второй доминантен и что гетерозиготный индивидуум $+d$ может нормально слышать, в то время как гетерозиготный $+P$ имеет лишние пальцы.

ВЫВОДЫ

1. *Гены* располагаются вдоль хромосом. Каждый ген занимает фиксированное место в одной из хромосом и принимает участие в определенном процессе развития.

2. Гены, как и хромосомы, образуют пары. Все клетки организма имеют одинаковые пары генов. Один из генов каждой пары происходит от отца, другой — от матери.

3. Большинство генов встречается в разных формах, называемых *аллеломорфами*, или *аллелями*. Аллели каждого гена занимают одинаковые места в хромосомах данной пары. Они контролируют один и тот же процесс, но осуществляют это различными путями.

4. Пара генов может состоять из одинаковых или из разных аллелей. Организмы с двумя одинаковыми аллелями называются *гомозиготами*, а с двумя разными аллелями — *гетерозиготами*.

5. Совокупность генов организма составляет его *генотип*; внешнее проявление генотипа называется *фенотипом*.

6. Если один из двух аллелей является полностью доминантным, то фенотип гетерозиготы не отличается от фенотипа гомозиготы по доминантному аллелю. Если же доминирование отсутствует или не является полным, то гетерозигота выглядит иначе, чем любая гомозигота.

Задание

1. У мыши ген черной окраски доминирует над его аллелем коричневой окраски; ген длинных ушей доминирует над аллелем коротких ушей; ген жесткой шерсти доминирует над аллелем мягкой шерсти. Выберите буквы для этих трех пар аллелей и составьте таблицу генов, генотипов и фенотипов.

2. У крупного рогатого скота ген комолости P доминирует над геном, определяющим наличие рогов p. Какой генотип а) у рогатых и б) у комолых животных?

3. У овец черная окраска рецессивна по отношению к белой. Генотип какой овцы (черной или белой) можно указать сразу?

IV. ПЕРВЫЙ ЗАКОН МЕНДЕЛЯ— ЗАКОН РАСЩЕПЛЕНИЯ

Мы теперь приобрели необходимые знания, которые позволят понять эксперименты, описанные в главе I. Проследим за одним из этих экспериментов. Рассмотрим скрещивание между растениями с красными и белыми цветками. Воспользуемся буквой *R* для обозначения доминантного аллеля красной окраски и буквой *r* для обозначения рецессивного аллеля белой окраски. Прежде всего следует установить формулы генотипов родительских растений. Для растений с белыми цветками сделать это очень легко. Заглянув в табл. 2, вы увидите, что генотип этих растений может быть только *rr*. Генотип растений с красными цветками не столь очевиден: в соответствии с табл. 2 он может быть или *RR*, или *Rr*. Мы знаем, однако, что формула их генотипа *RR*, поскольку растения, с которыми работал Мендель, были чистосортными по красной окраске цветков, т. е. они давали растения только с красными цветками. Это, как вы скоро узнаете, является надежным доказательством гомозиготности. Генотипы родителей были, следовательно, *rr* и *RR*. Какой из них отцовский, а какой материнский—безразлично (см. стр. 14), поэтому мы условно обозначим отцовский генотип буквами *rr*, а материнский *RR*.

Затем установим генотипы гамет. Сделать это нетрудно. Растение, производящее пыльцу, является гомозиготным по гену *r*, т. е. оно несет ген *r* в обеих партнерных хромосомах. При редукционном делении эти хромосомы расходятся в разные клетки, неся с собой гены *r*. Поэтому каждое пыльцевое зерно, получившее одну из хромосом, имеет генотип *r*. То же самое можно сказать и о семяпочках: каждая из них имеет генотип *R*. При оплодотворении семяпочка, несущая ген *R*, соединяется с пыльцевым зерном, несущим ген *r*, в результате чего образуется зигота с генотипом *Rr*. Зигота развивается в растение F_1, которое имеет тот же генотип *Rr*. По фенотипу такое растение является красноцветковым благодаря доминированию *R* над *r*, но, как и предсказал Мендель, оно несет рецессивный аллель *r*.

Использовав знак ♂ для обозначения мужского растения и ♀ для обозначения женского, запишем эту часть эксперимента следующим образом:

P_1	♂ *rr* Белые	+	♀ *RR* Красные
	Гаметы *r*		*R*
F_1		Зиготa *rR* ↓ Растение *rR* Красные	

Вторая часть эксперимента для изложения несколько труднее. Вы помните, что Мендель получал растения F_2 путем самооплодотворения растений F_1 для того, чтобы выяснить, появится ли снова рецессивный признак белой окраски цветков у кого-либо из внуков. Самооплодотворению, как и перекрестному оплодотворению, предшествует образование гамет, и этот процесс мы должны рассмотреть в первую очередь. Растение F_1 является гетерозиготным (*Rr*); оно образует оба типа как мужских, так и женских гамет. При редукционном делении хромосомы, несущие оба аллеля, расходятся в разные клетки. На каждую гамету, получившую аллель *r*, приходится гамета, получившая аллель *R*. Именно поэтому одна половина гамет будет нести ген *r*, а другая — ген *R*. Строго говоря, это справедливо только для пыльцевых зерен. Формирование семяпочек происходит более сложным путем, поскольку, как и у самок животных (см. рис. 8), три из четырех гаплоидных ядер, образовавшихся в результате мейоза, разрушаются. Однако дело случая, какое из четырех ядер сохранится, и поэтому ядра, несущие гены *R* и *r*, будут встречаться с равной вероятностью. При достаточно большом числе семяпочек одна половина из них будет иметь генотип *R*, а другая — *r*. В целом растения F_1 образуют:

Пыльцевые зерна		Семяпочки	
$^1/_2\,R$	$^1/_2\,r$	$^1/_2\,R$	$^1/_2\,r$

Итак, мы подошли к основному положению первого закона Менделя — закона расщепления. Пользуясь современной терминологией, можно сказать, что этот закон

заключается в следующем: в гетерозиготных организмах половина сформировавшихся гамет несет один аллель, а половина — другой. Мы можем также сказать, что отношение двух типов гамет, образующихся в гетерозиготном организме, составляет 1 : 1. Это простейшее из всех возможных отношений и необходимо запомнить. Все другие, в частности хорошо известное отношение 3 : 1, можно вывести из этого отношения, что и будет сделано в следующей главе.

ВЫВОДЫ

1. Гаметы несут только по одному гену данной пары.
2. Все гаметы, образованные в гомозиготном организме, несут одинаковые гены
3. При образовании гамет в гетерозиготном организме половина из них несет один аллель, а половина — другой. Это основное положение первого закона Менделя — закона расщепления. Отношение 1 : 1 между двумя типами гамет — основное менделевское отношение, из которого вытекают все остальные

Задание

Используя буквы *W* и *w* для обозначения генов белой и рыжей окраски шортгорнского скота, запишите типы яйцеклеток или сперматозоидов, образующихся а) у чалой коровы, б) у белого быка, в) у чалого быка и г) у рыжей коровы

V. ОТНОШЕНИЕ 3:1. ОТНОШЕНИЕ 1:2:1

Вернемся к экспериментам Менделя с красноцветковым и белоцветковыми растениями гороха. Мы уже рассмотрели образование гамет гетерозиготными растениями F_1; половина гамет несет гены *R*, и остальные гены *r*. Следующей ступенью является самооплодотворение. Возможны четыре варианта осуществления этого процесса:

1) пыльцевое зерно с геном *R* может оплодотворить семяпочку, несущую ген *R*;

2) пыльцевое зерно с геном *R* может оплодотворить семяпочку, несущую ген *r*;

3) пыльцевое зерно с геном *r* может оплодотворить семяпочку, несущую ген *R*;

4) пыльцевое зерно с геном *r* может оплодотворить семяпочку, несущую ген *r*.

Поскольку одна половина пыльцевых зерен имеет гены *R*, а другая — гены *r*, первый и второй варианты самооплодотворения будут происходить столь же часто, как третий и четвертый. В то же время одна половина семяпочек имеет гены *R*, а другая — гены *r*, поэтому первый вариант будет наблюдаться с той же частотой, как и второй, а третий вариант — с той же частотой, как и четвертый. Иначе говоря, все четыре варианта самооплодотворения будут происходить с одинаковой частотой.

При оплодотворении аллели пыльцевого зерна и семяпочки соединяются в зиготе, которая развивается в растение F_2. Генотипы и фенотипы растений F_2 можно поэтому записать так, как показано в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Пыльца	Семяпочка	F_2	
		Генотип	Фенотип
R	*R*	*RR*	Красные
R	*r*	*Rr*	»
r	*R*	*rR*	»
r	*r*	*rr*	Белые

Как мы только что убедились, четыре варианта самооплодотворения происходят с одинаковой частотой и, следовательно, растений с красными цветками будет в 3 раза больше, чем растений с белыми цветками. Таким образом,

Гаметы ♂ / ♀	R	r
R	RR	Rr
r	rR	rr

Рис. 14. Решетка, иллюстрирующая наследование красной и белой окраски цветков гороха в F_2 (полное доминирование).

отношение красноцветковых растений к белоцветковым составит 3 : 1, или, иначе говоря, ¾ растений F_2 будут иметь красные цветки и ¼ — белые.

Если вы это усвоили, то для установления любого менделевского отношения можно воспользоваться так называемым методом решетки (рис. 14). Здесь мужские гаметы записаны сверху, женские гаметы — слева, в квадратах решетки указаны генотипы, составленные из аллелей двух гамет, одна из которых расположена над соответствующим квадратом, а другая — слева от него. Исходя из того, что мы знаем о доминировании гена R над геном r, подставим в решетку соответствующие фенотипы; поскольку R, как и r, находятся в половине всех мужских и женских гамет, на каждый квадрат решетки приходится ¼ всех растений F_2.

Существует и более быстрый способ установления менделевских отношений, но он связан с использованием некоторых математических приемов. Оплодотворение можно выразить действием умножения. Вы, наверное, помните, что для обозначения скрещивания мы уже пользовались знаком ×. В данном случае оплодотворение семяпочек, одна половина которых несет ген R, а другая — ген r, осуществляется пыльцевыми зернами, одна половина которых имеет гены R, а другая — r. Это можно записать так:

Пыльца		Семяпочка		Зиготы
$(^1/_2 R + {^1/_2} r)$	×	$(^1/_2 R + {^1/_2} r)$	=	$\underbrace{^1/_4 RR + {^1/_2} Rr} + {^1/_4} rr$
		Фенотипы		$^3/_4$ красные + $^1/_4$ белые

После освобождения от знаменателей выражение приобретает более простой вид

$$(R + r) \times (R + r) = \underbrace{RR + 2Rr} + rr$$

Фенотипы 3 красные + 1 белые

В законах Менделя существенны не абсолютные величины, а их отношения, поэтому отношение 3 : 1 так же справедливо, как и ¾ : ¼.

Итак, мы подошли к самому важному положению: законы Менделя являются статистическими, т. е. они справедливы только для больших чисел. Статистические законы в корне отличаются, например, от такого закона, как $а + б = б + а$, который справедлив независимо от того, равны $а$ и $б$ соответственно 2 или 5 или 2000 и 5000. Статистические законы являются законами вероятности. С ними можно столкнуться во многих азартных играх. Возьмите игру с подбрасыванием монеты. Упадет ли она орлом или решкой — дело случая. И вы не удивляетесь, если 2, 3 или даже 4 раза подряд выпадет орел или, наоборот, решка. Но поскольку монета сделана так, что нет оснований ожидать ее падения на одну сторону чаще, чем на другую, орел или решка при длительной игре будут выпадать с одинаковой частотой. И если, в результате последовательных 10 подбрасываний выпадала решка, то можно быть почти уверенным, что в монете есть какой-то дефект.

И при оплодотворении является делом случая, какое пыльцевое зерно оплодотворит ту или иную семяпочку. Поэтому в F_1 при менделевском скрещивании все четыре варианта оплодотворения происходят с равной вероят-

ностью. А это, как мы уже видели, в F_2 неизбежно даст отношение фенотипов 3 : 1. Но если бы Мендель вырастил только четыре растения F_2, то они вполне могли быть все с красными цветками или два из них — с красными,

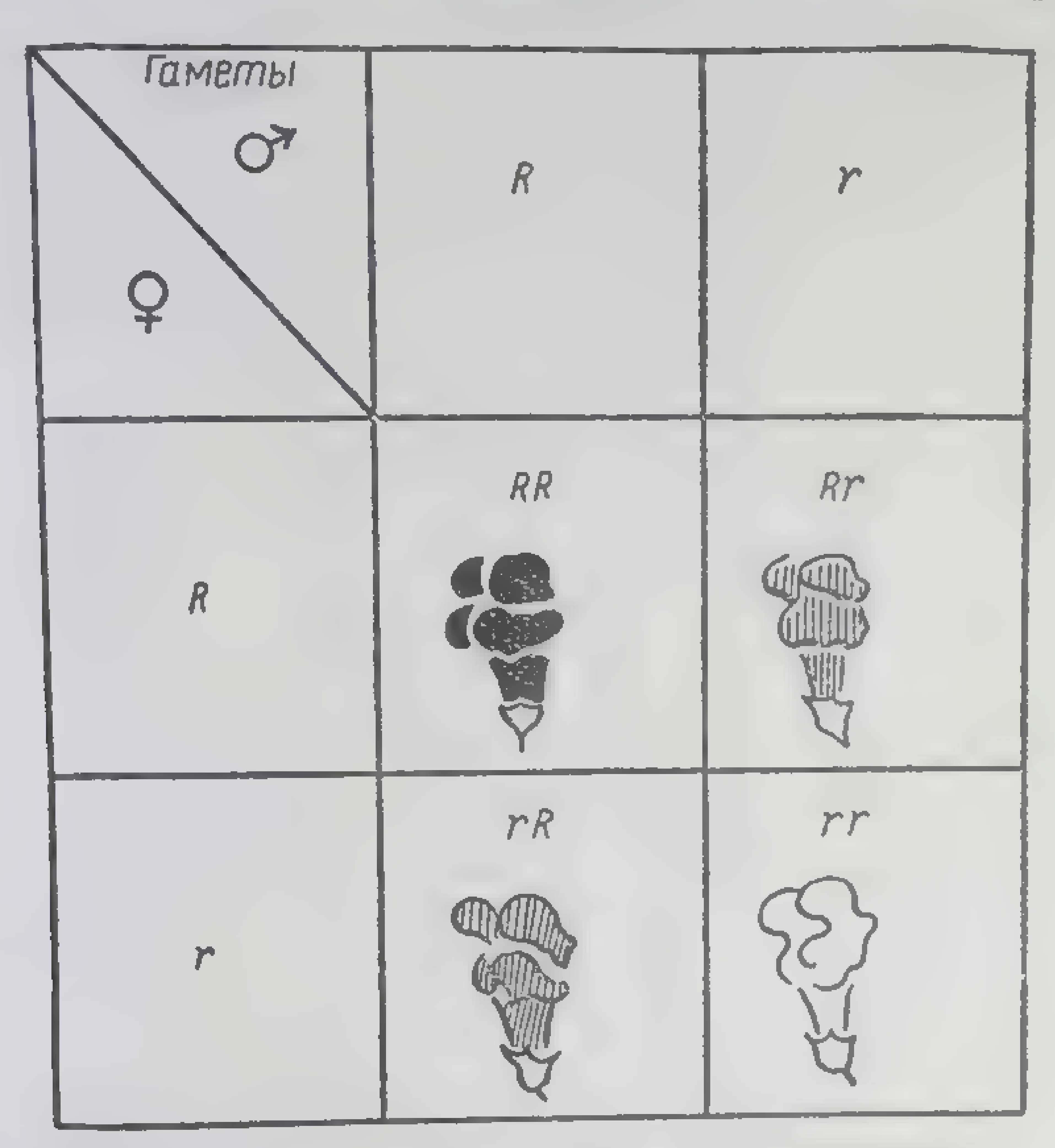


Рис. 15. Решетка, иллюстрирующая наследование красной и белой окраски цветков львиного зева в F_2 (неполное доминирование).

и два с белыми. Правда, даже большого числа растений, взятых Менделем, как видно из данных, приведенных на стр. 15, оказалось недостаточным, чтобы отношение фенотипов было точно 3 : 1. Первое задание в конце этой главы покажет вам значение больших чисел для получения отношений, установленных Менделем.

Во всех скрещиваниях, проводимых Менделем, отношение фенотипов в F_2 было 3 : 1. Однако в дальнейшем показано, что такое отношение наблюдается не всегда. Вернитесь к рис. 14, и вы увидите, что отношение генотипов составляет $1RR : 2Rr : 1rr$. Для фенотипов это отношение (1 : 2 : 1) заменяется отношением 3:1 благодаря тому, что гетерозигота Rr, как и гомозигота RR, имеет красные цветки. В случае неполного доминирования фенотипы также дают отношение 1 : 2 : 1. Так, у львиного зева, как вы

видели, гетерозигота по красному и белому аллелям имеет розовые цветки (рис. 15). Скрещивание между красноцветковыми и белоцветковыми растениями львиного зева приводит поэтому к следующим результатам (различия между мужскими и женскими растениями и между гаметами опущены как несущественные):

P_1	RR	$\times$	rr
	Красные		Белые
Гаметы	R		r
F_1		Rr	
		Розовые	
Гаметы		$^1/_2 R$ $^1/_2 r$	

Таким образом, в F_2 ¼ растений были с красными цветками, ½ — с розовыми и ¼ — с белыми.

ВЫВОДЫ

1. Растения F_1 в скрещиваниях, проводимых Менделем, были гетерозиготными. В них образовывались пыльцевые зерна и семяпочки двух типов в отношении 1 : 1, в связи с чем было возможно четыре варианта оплодотворения, которые происходили с одинаковой частотой. В результате наблюдалось следующее отношение: 1 доминантная гомозигота : 2 гетерозиготы : 1 рецессивная гомозигота. Такое отношение генотипов (1 : 2 : 1) всегда имеет место при скрещивании двух гетерозигот.

2. Когда один из аллелей полностью доминирует над другим, отношение фенотипов не 1 : 2 : 1, а 3 : 1 (3 доминантных и 1 рецессивный). Это наблюдалось во всех скрещиваниях, проводимых Менделем.

3. Когда ни один из аллелей не доминирует, гетерозиготу можно отличить от любой гомозиготы, и отношение фенотипов при этом оказывается равным 1 : 2 : 1 (1 доминантный, 2 гетерозиготных и 1 рецессивный).

4. Менделевские отношения являются статистическими, они в скрещиваниях не совсем точно совпадают с ожидаемыми, особенно при незначительном числе потомков.

Задание

1. Первое задание заключается в постановке опыта, демонстрирующего статистический характер отношения 3 : 1. Возьмите два листа плотной белой бумаги, один из них покрасьте в красный

цвет, и оба листа разрежьте на квадраты (1 $см^2$). Пусть красные квадраты будут представлять гаметы, несущие гены красной окраски (R), белые квадраты — гаметы, несущие гены белой окраски (r). Чтобы имитировать образование гамет гетерозиготным растением, смешайте равное число красных и белых квадратов Возьмите два ящичка и положите в каждый из них смесь из равного числа красных и белых квадратов: квадраты в одном ящичке будут представлять семяпочки, в другом — пыльцевые зерна. Теперь вы готовы к опыту. Вытащите, не глядя, одно пыльцевое зерно и одну семяпочку. Запишите их цвет, генотип зиготы, которая при этом получится, и окраску цветков растения F_2 так, как показано в табл. 4

ТАБЛИЦА 4

Цвет квадрата		Зигота	F_2
Пыльцевое зерно	Семяпочка		
Белый	Белый	rr	Белые
»	Красный	Rr	Красные

После этого бросьте обратно в ящички вынутые квадраты, чтобы в каждом из них снова стало поровну красных и белых квадратов. Затем квадраты еще раз перемешайте, снова вытащите, не глядя, и запишите результат. Продолжайте это делать до тех пор, пока не получите достаточного числа растений F_2 (не менее 40). Периодически подсчитывая все растения F_2 с красными цветками и все растения с белыми цветками, следите, насколько вы приблизились к отношению 3 : 1. Пока у вас немного растений F_2, вы, вероятно, обнаружите, что они мало соответствуют этому отношению, но, по мере накопления данных, так или иначе будут приближаться к нему. Наилучший результат вы получите в том случае, если несколько человек, выполнивших это задание, объединят свои данные, чтобы получить действительно большие числа. Этот опыт можно также провести с бусинами двух различных окрасок, но одинаковыми по размеру.

2. Запишите результат эксперимента, проведенного Менделем с высокими и карликовыми растениями гороха. Используйте для этого следующую схему:

P_1 { Фенотип Высокое × карликовое
Генотип $TT \times tt$
Гаметы

F_1 { Генотип
Фенотип
Гаметы

Для установления генотипов и фенотипов в F_2 пользуйтесь как методом решетки, так и методом умножения.

3. Предположим, что скотовод создает большое стадо шортгорнского скота, скрещивая чалых быков с чалыми коровами. Какую часть стада будут составлять животные а) рыжие, б) белые, в) чалые?

VI. ИСПЫТАНИЕ ПО ПОТОМСТВУ. ОТНОШЕНИЕ 1:1

В экспериментах Менделя среди красноцветковых растений гороха F_2 $^1/_3$ растений были гомозиготными (*RR*), а $^2/_3$ — гетерозиготными (*Rr*).

По фенотипу эти растения одинаковы. Мендель различал их по потомству в следующем поколении, полученном путем самооплодотворения. Гомозиготы, образующие только гаметы *R*, имели потомство исключительно с красными цветками. Гетерозиготы, образующие одинаковое количество гамет *R* и *r*, имели потомство, которое состояло из $^3/_4$ красноцветковых и $^1/_4$ белоцветковых растений. В этом случае Мендель впервые использовал тот прием, который теперь мы могли бы назвать испытанием по потом-

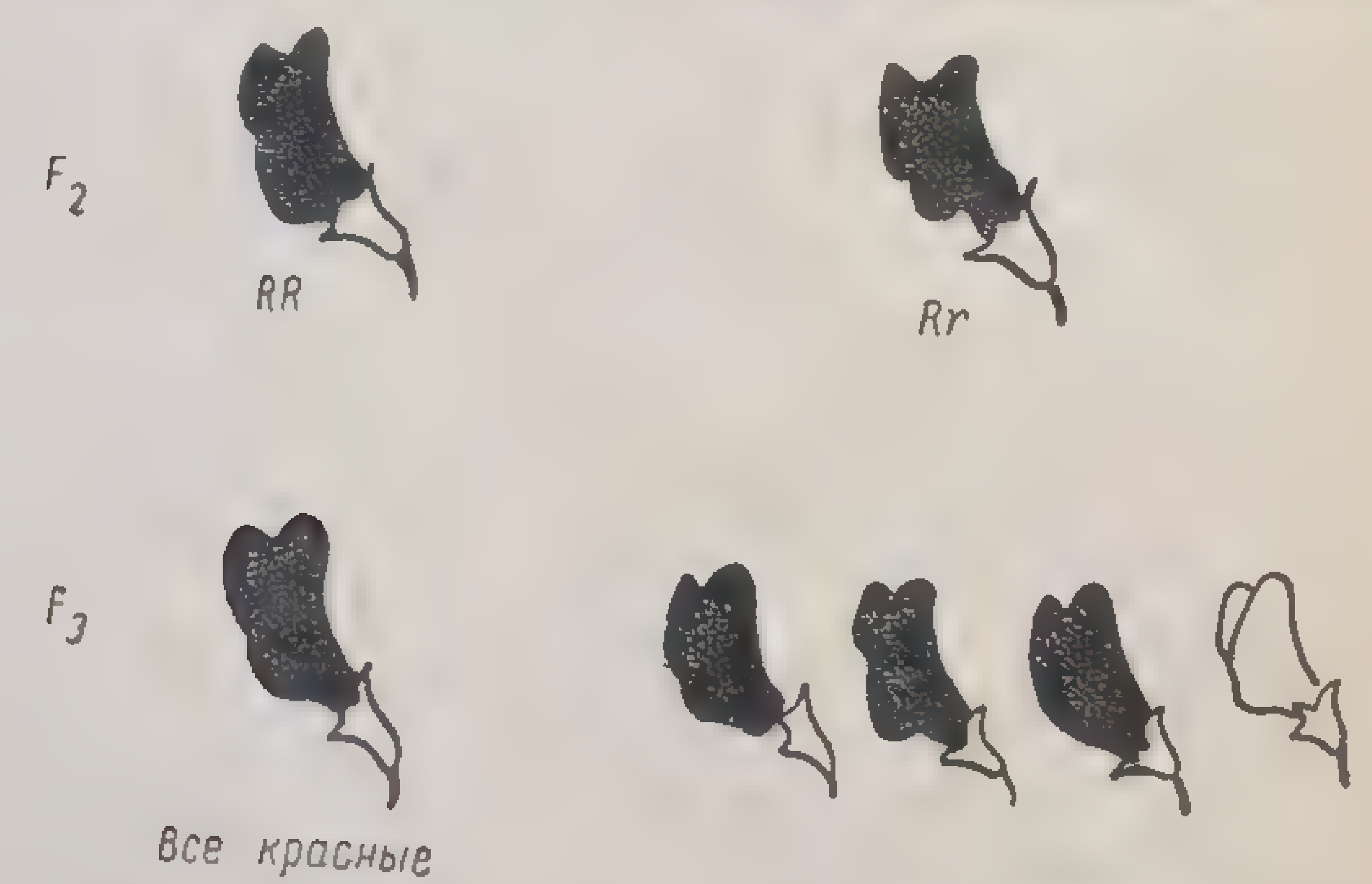


Рис. 16. Испытание по потомству растений гороха с красными цветками. Каждое растение является самооплодотворяющимся. Гомозиготы *RR* дают только красноцветковое потомство, гетерозиготы *Rr* — красноцветковое и белоцветковое потомство в отношении 3 : 1.

ству, поскольку с его помощью выявляются генотипы организмов по их потомству (рис. 16)

У большинства пород овец черная окраска рецессивна по отношению к белой, или, иначе говоря, белая окраска

доминирует над черной. Обозначим ген черной окраски буквой *b*, а его доминантный аллель белой окраски — буквой *B*. Белые овцы могут иметь один из двух генотипов: *BB* (гомозиготы) или *Bb* (гетерозиготы). Черные овцы, напротив, всегда имеют генотип *bb*; если бы они были гетерозиготными, то окраска у них была бы белой. В этом вы уже убедились, если выполнили третье задание к главе III. Предположим, фермер имеет стадо овец, каждая из которых гомозиготна (*BB*). Год за годом рождаются только белые ягнята, так как и бараны, и овцы дают только гаметы, несущие ген белой окраски. Но вот фермер покупает нового барана. Баран белый, и фермер не предполагает, что он на самом деле гетерозиготен (*Bb*) и несет ген черной окраски. Может показаться, что в первом же поколении должно появиться некоторое количество черных ягнят. Но вы убедитесь, что это не так, когда рассмотрите табл. 5 [она состоит только из двух квадратов, так как овцы (♀) гомозиготны (*BB*) и образуют только гаметы *B*].

ТАБЛИЦА 5

♀ \ ♂	*B*	*b*
B	*BB* Белые	*B* Белые

ТАБЛИЦА 6

♀ \ ♂	*B*	*b*
B	*BB* Белые	*Bb* Белые
b	*bB* Белые	*bb* Черные

Половина ягнят, отцом которых был новый баран, гетерозиготны (*Bb*), но поскольку ген черной окраски рецессивен, то он не проявляется в первом поколении. Однако при использовании потомства нового барана для дальнейшего размножения начнут появляться черные животные. Это может произойти в результате двух типов скрещивания.

Во-первых, возможно скрещивание нового барана с одной из его гетерозиготных дочерей. Оба животных гетерозиготны. Результаты скрещивания показаны в табл. 6, подобно тому, как это было изображено на рис. 14. Видно, что $^1/_4$ ягнят имеют черную окраску.

Во-вторых, могут дать потомство сын и дочь нового барана. И опять, если эти животные окажутся гетерозиготными, то $^1/_4$ ягнят будут иметь черную окраску.

Допустим, фермер не хочет иметь черных ягнят. Что для этого он может сделать? Прежде всего он может продать купленного гетерозиготного барана. Он может также не допускать скрещивания между потомками этого барана, и это был бы надежный путь, чтобы избавиться от проявления гена черной окраски. Но среди белых сыновей или внуков гетерозиготного барана могут оказаться сильные и здоровые животные с хорошей шерстью. И фермер мог бы использовать их как производителей, если был бы уверен, что они не несут гена черной окраски. Как он может это установить? Мендель решил подобный вопрос путем самооплодотворения сомнительных растений, но такой прием, конечно, неприменим при работе с животными. Однако белых баранов можно скрестить с черными овцами, которые, как мы знаем, всегда имеют генотип *bb*, и все их яйцеклетки поэтому несут гены *b*. Белый баран имеет генотип *BB* или *Bb*. Если его генотип *BB*, то все сперматозоиды будут нести гены *B* и при оплодотворении яйцеклеток черных овец с генами *b* все ягнята будут гетерозиготными, т. е. белыми. Если баран имеет генотип *Bb*, то одна половина его сперматозоидов будет нести гены *B*, а другая — гены *b*. При скрещивании такого барана с черной овцой одна половина ягнят будут черными, а другая — белыми (табл. 7).

Таким образом, скотовод должен использовать в качестве производителя такого белого барана, который при скрещивании с черными овцами даст только белых ягнят а не барана, который при том же скрещивании оставляет в потомстве черных и белых ягнят в отношении 1:1. Для выявления барана с генотипом *Bb* может оказаться достаточным небольшое число ягнят. Действительно, появление первого же черного ягненка покажет, что баран гетерозиготен (*Bb*). Но если первый, второй, третий и четвертый ягненок белые? Достаточно ли этого, чтобы с уверенностью назвать барана гомозиготным (*BB*)?

ТАБЛИЦА 7

♀ \ ♂	*B*	*b*
b	*Bb* Белые	*bb* Черные

Конечно, недостаточно. Если баран гетерозиготен, то вероятность того, что у него будет белый ягненок от черной овцы, равна ½, как и вероятность выпадения орла при подбрасывании монеты. Но подбрасываемая монета может упасть и 4 раза подряд орлом вверх. Это может

произойти в одном случае из 16 $(1/2)^4$, т. е. вероятность выпадения решки и вероятность выпадения орла 4 раза подряд относятся как 15 : 1. Первая цифра резко возрастает с увеличением числа непрерывного выпадения орла. Если орел выпал 7 раз подряд, отношение вероятностей будет больше чем 100 : 1 $[(1/2)^7 = 1/_{128}]$; если орел выпал 8 раз подряд, то это отношение равно примерно 250 : 1 $[(1/2)^8 = 1/_{256}]$. При таком результате можно быть совершенно уверенным в том, что виновата монета: или у нее смещен центр тяжести, или орел изображен на обеих сторонах.

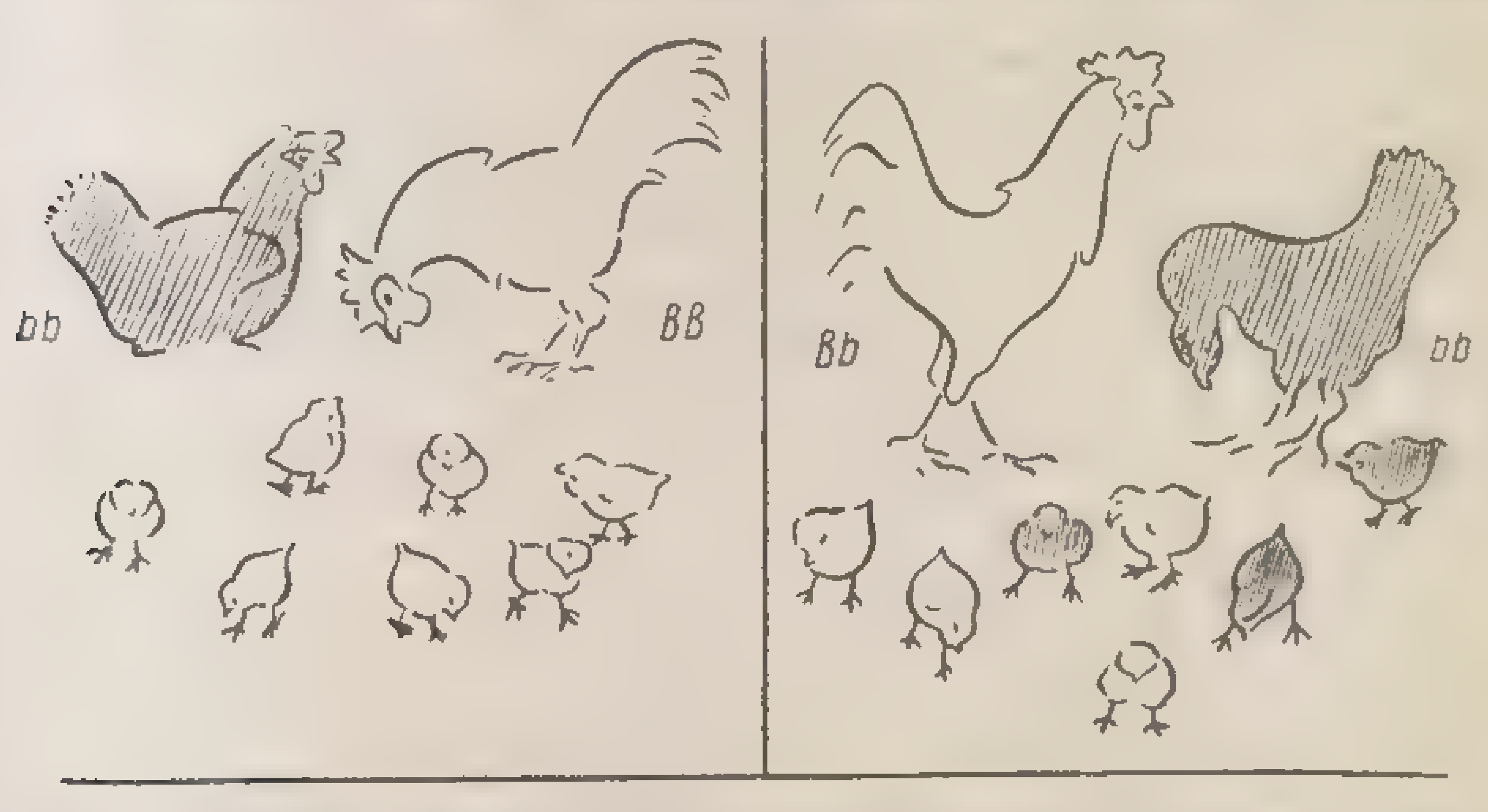


Рис. 17. Испытание по потомству белых петухов. При скрещивании с черными курами (bb) гомозиготные петухи (BB) оставляют в потомстве только белых цыплят; гетерозиготные петухи (Bb) оставляют в потомстве примерно одинаковое число черных и белых цыплят.

Точно так же не вызывает сомнения, что баран, давший в потомстве черной овцы 7—8 белых ягнят (и ни одного черного), гомозиготен по гену белой окраски. Это самый простой способ испытания животных по потомству. Такое скрещивание называется *возвратным*, так как в случае гетерозиготности организма оно эквивалентно скрещиванию животного с одним из родителей:

P_1	$BB \times bb$
F_1	Bb
Возвратное скрещивание	$Bb \times bb$

Возможно и другое возвратное скрещивание: $Bb \times BB$. Но вы сразу видите, что оно не может быть использовано для испытания по потомству. Рис. 17 иллюстрирует испытание по потомству у кур, белая окраска которых

определяется доминантным геном. Такие испытания необходимы только в тех случаях, когда один из аллелей полностью доминирует над другим, поэтому гетерозиготу нельзя отличить от доминантной гомозиготы. Если гетерозигота отличается от любой гомозиготы, то для определения генотипа не требуется испытания по потомству. У шортгорнского скота животные, гетерозиготные по рыжей и белой окраске, являются чалыми. Поэтому рыжие и белые животные всегда гомозиготны (в противном случае они были бы чалыми)

ВЫВОДЫ

1. Организмы с рецессивным признаком всегда гомозиготны по соответствующему рецессивному гену.

2. При полном доминировании организмы с доминантным признаком или гомозиготны, или гетерозиготны. Это можно установить испытанием по потомству.

3. Для выявления гетерозигот среди самооплодотворяющихся растений никаких специальных анализирующих скрещиваний проводить не надо, поскольку при самооплодотворении гетерозиготы всегда дают $^1/_4$ потомства с рецессивным признаком.

4. Для выявления гетерозигот среди животных их скрещивают с особями, гомозиготными по рецессивному гену. При таком скрещивании гомозигота по доминантному гену дает в потомстве особей только с доминантным признаком, в то время как гетерозигота дает потомство с доминантным и рецессивным признаками в соотношении 1: 1.

5. При неполном доминировании гетерозиготы отличаются по фенотипу от обеих гомозигот, поэтому их можно узнать без всяких испытаний.

Задание

1. У крупного рогатого скота черная окраска (*B*) доминирует над рыжей (*b*). Рыжая корова имела от одного и того же черного быка в первый год рыжего, а во второй черного теленка Каковы генотипы всех четырех животных?

2. Ирландские сеттеры могут быть слепыми в результате действия рецессивного гена *bl*. Нормальный аллеломорф этого гена можно обозначить знаком + (см стр 31) Пара животных с нормальным фенотипом имела помет из пяти щенят, два из которых были слепыми. а) установите генотипы родителей, слепых и нормальных щенят; б) из их числа одна нормальная собака должна быть продана для дальнейшего размножения Покупатель хочет быть уверен, что эта собака не несет гена слепоты. Как это проверить?

VII. РОДОСЛОВНЫЕ ЛЮДЕЙ. ДОМИНАНТНЫЕ АНОМАЛИИ

Родословная — это способ предельно краткого изложения истории рода. Она очень существенна при изучении наследственности человека. Родословная на рис. 18 показывает историю рода, многие представители которого были многопалыми (наличие лишних пальцев на руках или ногах) (фото VIII).

Эта родословная охватывает три поколения (*I*, *II*, *III*) начиная с брака Джона и Маргарет. У них было пятеро детей: Джеймс, Сусанна, Элла, Дэвид и Ричард. Джеймс женился дважды. От первой жены Анны у него была одна дочь Сара; от второй жены Бэтти — шестеро

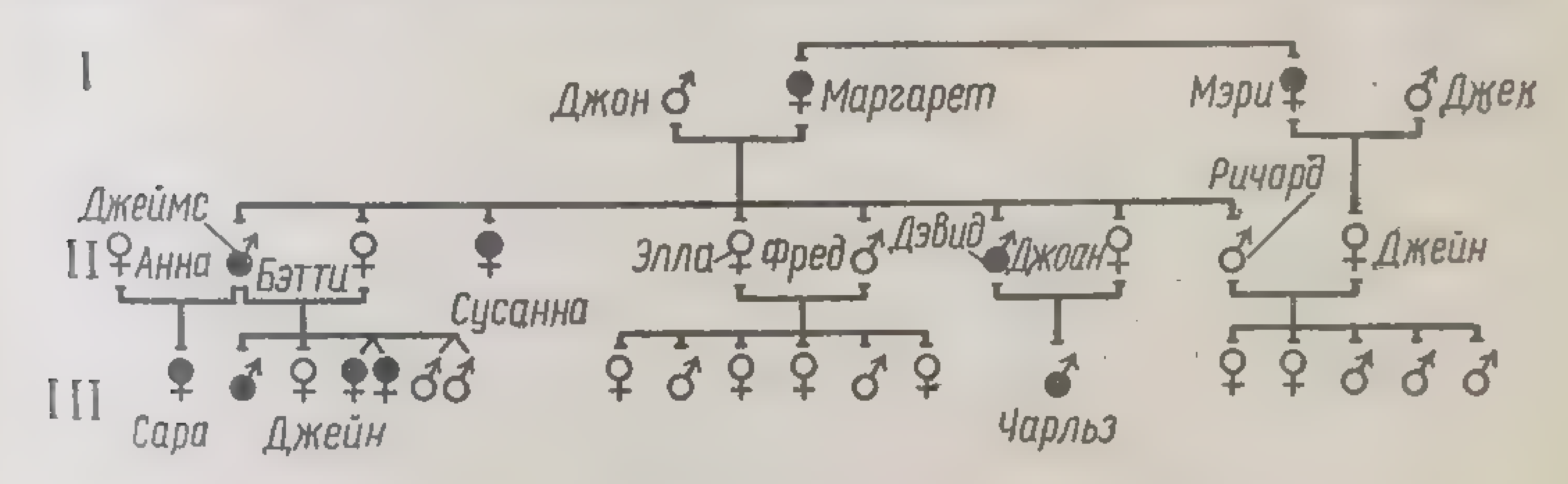


Рис. 18. Родословная, иллюстрирующая наследование многопалости.

детей: мальчик, девочка и близнецы: две девочки и два мальчика. Сусанна осталась незамужней. Элла вышла замуж за Фреда, у них было шестеро детей — два мальчика и четыре девочки. Дэвид женился на Джоан, и у них был один сын. Ричард женился на Джейн, дочери своей тетушки Мэри, т. е. на своей двоюродной сестре; у них было пятеро детей; две девочки и три мальчика.

Зачерненные значки на рис. 18, обозначающие пол, указывают на то, что данные представители рода были многопалыми.

Эта аномалия, как вы помните (см. стр. 31), вызывается доминантным геном. Родословная, таким образом, показывает способ передачи доминантного гена от поколения к поколению.

Следующие правила помогут нам разобраться в этой родословной.

1. Организм, проявляющий рецессивный признак, всегда гомозиготен по рецессивному аллелю. Организм, проявляющий доминантный признак, может быть как гомозиготным, так и гетерозиготным.

2. Ребенок наследует один ген данной пары от отца, а другой — от матери. Он никогда не наследует оба гена от одного из родителей (когда речь идет об одном из родителей, безразлично, кто имеется в виду — отец или мать).

3. Каждый из родителей передает ребенку один ген данной пары. Ребенок никогда не получает оба гена от одного родителя.

Теперь, воспользовавшись этими правилами, проанализируем родословную, изображенную на рис. 18.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНОТИПОВ

Первая ступень анализа заключается в выяснении генотипов возможно большего числа членов рода. Как и раньше, воспользуемся буквой P для обозначения доминантного гена многопалости и знаком $+$ для обозначения его рецессивного нормального аллеля.

В соответствии с первым правилом все нормальные люди имеют генотип $++$. Люди, страдающие многопалостью, могут иметь или генотип PP, или $+P$. Как выяснить, кто из них имеет генотип PP и кто $+P$? Мы сталкиваемся здесь с тем же вопросом, который стоял перед фермером, когда он хотел отличить белого гомозиготного барана от белого гетерозиготного. Он решил эту проблему, скрестив белого барана с черными овцами, гомозиготными по рецессивному аллелю. Бараны, в потомстве которых были только черные* ягнята, являлись гомозиготными.

Людей, в отличие от баранов, нельзя экспериментально испытывать по потомству. Но нередко такое испытание осуществляется естественным путем. Маргарет, Мэри, Джеймс и Дэвид — все имели нормальных мужей и жен, которые были гомозиготными по рецессивному аллелю ($++$). Маргарет, Мэри, Джеймс имели по меньшей мере одного нормального ребенка. Следовательно, они были гетерозиготными ($+P$). Дэвид имел только одного ребенка,

* В английском тексте опечатка: очевидно, следует читать «белые». — *Прим. перев.*

и этот единственный ребенок был многопалым. Если судить только по потомству, то Дэвид мог иметь как генотип PP, так и генотип $+P$. Однако генотип нередко можно определить и по родителям. Дэвид имел нормального отца и многопалую мать. Он наследовал ген P от матери. В соответствии со вторым правилом он должен был наследовать партнерный ген от отца. Поскольку отец имел генотип $++$, он мог передать только ген $+$, и поэтому Дэвид должен быть гетерозиготным ($+P$). На том же основании можно считать, что незамужняя сестра Дэвида Сусанна и все многопалые дети поколения *III* были гетерозиготными, так как они имели нормального родителя.

Подводя итог, можно сказать, что в данном случае все нормальные люди имели генотип $++$, а все многопалые $+P$.

НАСЛЕДОВАНИЕ ДОМИНАНТНОГО ПРИЗНАКА

Правила наследования доминантного признака можно установить на основании родословной (см. рис. 18). Признак передается непосредственно от родителей ребенку: у каждого пораженного ребенка один из родителей имеет этот дефект.

Если один из родителей имеет какой-то дефект, этого достаточно, чтобы рождались пораженные дети. Особенно наглядно это проявилось в случае с Джеймсом, у которого были многопалые дети от двух разных жен.

Многопалость — редкая аномалия, так как она обусловлена редко встречающимся геном. Лишь незначительное число людей несет один ген многопалости и ничтожно мало людей несут два таких гена. Таким образом, большинство многопалых людей гетерозиготны. То же самое относится и к людям, имеющим другие редкие доминантные аномалии. Обычно они гетерозиготны, и тогда одна половина их гамет несет нормальные, а другая — аномальные аллели. И значит, одна половина детей наследует нормальный, а другая аномальный ген. Это приводит к рождению половины нормальных и половины пораженных детей, так как другой родитель, будучи нормальным, передает только нормальные аллели. В данном примере четыре гетерозиготных родителя: Маргарет, Мэри, Джеймс и Дэвид (все они были в браке с нормальными людьми) имели 8 многопалых и 6 нормальных детей. Учитывая небольшие числа, можно сказать, что их отношение достаточно близко к ожидаемому (1 : 1).

Таким образом, многопалые родители имели не только многопалых, но и нормальных детей, в противоположность распространенному мнению, что наследственный признак проявляется у всех членов рода. Люди, не знакомые с генетикой, могли бы объяснить это тем, что многопалые дети пошли в того из родителей, который был многопалым, а нормальные дети — в того, который был нормальным.

Но вы понимаете, что такое объяснение неправильно. Ребенок всегда наследует гены от обоих родителей. Расщепление по любому признаку у детей одной семьи говорит лишь о том, что по крайней мере один из родителей был гетерозиготным.

У человека, гомозиготного по доминантному аномальному гену, все гаметы несут этот ген. Поэтому все его дети наследуют аномальный ген и имеют соответствующее нарушение, даже если второй из родителей нормален. В рассматриваемой родословной не было ни одного человека, гомозиготного по гену *P*. И это не удивительно. Гомозиготный индивидуум должен получить ген *P* от каждого из родителей и может поэтому родиться только при браке между двумя лицами, страдающими многопалостью. Поскольку многопалость — явление редкое, таких браков практически не бывает.

Нормальный человек не может быть гетерозиготным по доминантному аномальному гену. Следовательно, у нормальных родителей рождаются только нормальные дети. В той ветви рода, которая началась от Эллы, ген, вызывающий многопалость, к счастью, был навсегда утерян.

ПРЕДСКАЗАНИЕ ПРИЗНАКОВ БУДУЩИХ ДЕТЕЙ

Предположим, что Джейн (поколение *III*) хочет выйти замуж за человека, который, сам, будучи нормальным, опасается, что его дети могут родиться с лишними пальцами на руках или ногах. Хотя Джейн не страдает многопалостью, она тоже боится, что у нее могут быть многопалые дети, так как ее отец и две сестры имеют лишние пальцы. Генетик мог бы ее в этом разуверить; она не несет этот ген, поэтому, естественно, она не может передать его своим детям.

Другое дело Сара, которая является гетерозиготной. Независимо от того, за кого она выйдет замуж, она может иметь как многопалых, так и нормальных детей. Поскольку

этот дефект безвреден, нет причин для чрезмерного беспокойства. Генетик, однако, считал бы необходимым предостеречь ее от брака с многопалым мужчиной, например с двоюродным братом Чарльзом. При таком браке оба — и муж, и жена — были бы гетерозиготными, и некоторые их дети могли бы наследовать ген P от обоих родителей. Такие дети будут гомозиготными, и весьма вероятно,

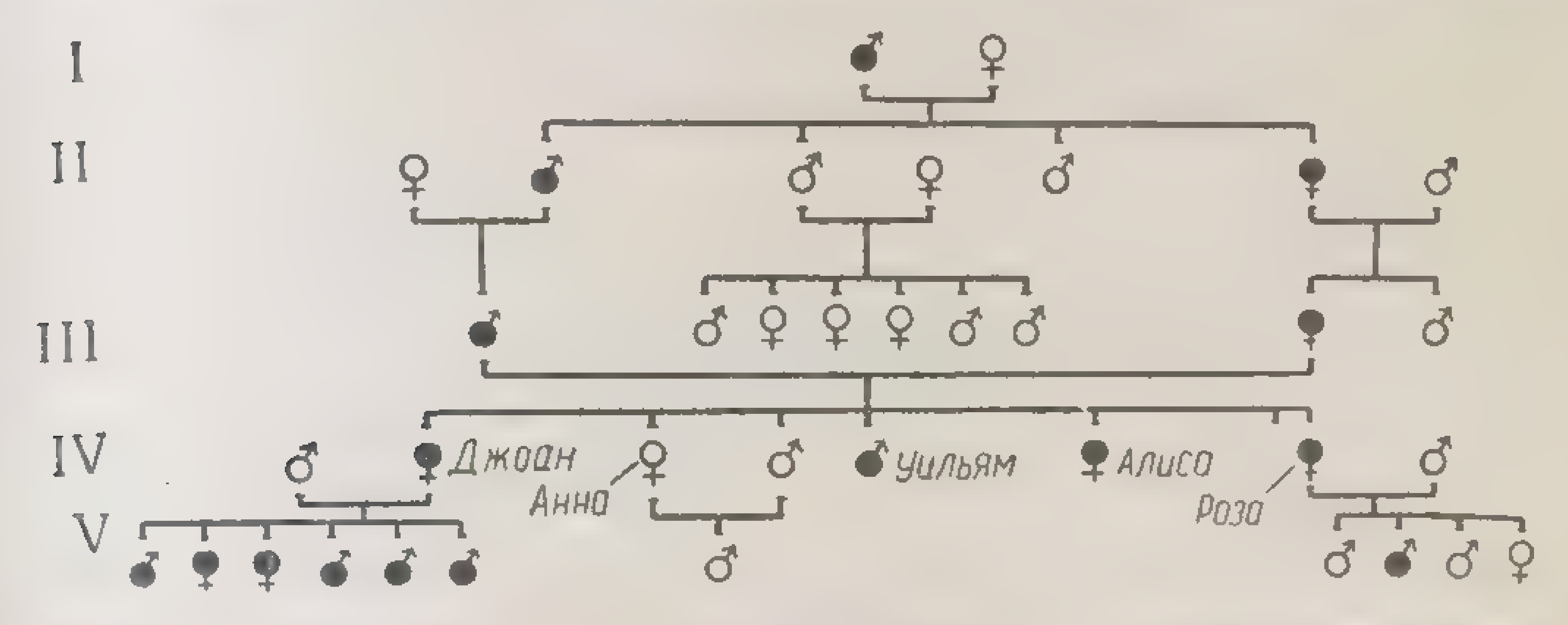


Рис. 19. Родословная, иллюстрирующая наследование куриной слепоты.

что будут иметь более серьезные нарушения, чем гетерозиготные. Это было показано на другом доминантном гене, который вызывает повреждение скелета руки. В гетерозиготе этот ген определяет так называемую брахидактилию (от греческого слова — короткие пальцы), при которой пальцы ненормально укорочены. Брак между людьми, гетерозиготными по гену, вызывающему брахидактилию, приводит к рождению гомозиготных детей с тяжелой формой инвалидности.

Дополнительные правила наследования доминантных признаков можно установить из другой родословной.

На рис. 19 изображена часть родословной, иллюстрирующая наследование куриной слепоты. Люди, страдающие куриной слепотой, ничего не видят в сумерках, хотя при нормальном освещении они видят так же хорошо, как и все остальные. Это заболевание может быть обусловлено недостатком витамина А, и тогда состояние больного улучшается при соответствующем питании. Но такое же заболевание может вызывать ген N, и тогда оно передается по наследству как доминантный признак.

Эта родословная показывает, что наследование куриной слепоты подчиняется тем же правилам, что и наследование многопалости: каждый больной ребенок имеет по крайней

мере одного из родителей, страдающего этим заболеванием, а здоровые родители имеют только здоровых детей. Единственно новым в этой родословной является брак между больными людьми в поколении *III*. Каждый из них имеет одного нормального родителя, и поэтому оба они гетерозиготны ($N+$). Запишем их брак следующим образом:

$$♂N+ \times ♀N+.$$

От этого брака можно ожидать такое потомство: $\frac{1}{4}NN$, $\frac{1}{2}N+$ и $\frac{1}{4}++$. Хотя в небольшой семье данного соотношения может и не получиться, вероятность появления любого гомозиготного ребенка будет равна вероятности появления гетерозиготного ребенка. Действительно, в рассматриваемом случае был только один ребенок с генотипом $++$ (Анна) и один, вероятно, с генотипом NN (Джоан), так как все шестеро ее детей от брака со здоровым мужчиной страдали куриной слепотой. Если бы Джоан была гетерозиготной, то каждый второй ее ребенок был бы здоровым. Вероятность того, что она была гетерозиготной, столь же мала, как и вероятность выпадения орла 6 раз подряд при подбрасывании монеты $\left[\left(\frac{1}{2}\right)^6 = \frac{1}{64}\right]$.

Из остальных больных детей от этого брака Роза была гетерозиготной, так как у нее были и нормальные дети. Но что можно сказать о Уильяме и Алисе? Были ли их генотипы NN или $N+$? Оба в брак не вступали, поэтому мы не можем определить их генотипы по детям. Нельзя установить генотипы и по их родителям, у которых, как мы знаем, могли рождаться как гетерозиготные, так и гомозиготные дети. Таким образом, здесь мы встречаемся с тем случаем, когда невозможно установить генотипы всех членов родословной.

Дополнительно из этой родословной мы должны усвоить тот важный факт, что даже у родителей, каждый из которых имеет доминантную аномалию, могут рождаться нормальные дети.

ВЫВОДЫ

1. Ребенок наследует один ген каждой пары от отца, а другой — от матери.

2. Каждый из родителей передает ребенку один ген каждой пары; ребенок никогда не получает оба гена от одного из родителей.

3. Доминантная аномалия передается ребенку непосредственно от родителей. Каждый пораженный ребенок имеет по крайней мере одного пораженного родителя.

4. Если аномальный ген встречается редко, то люди с соответствующим дефектом обычно гетерозиготны.

5. При браке между нормальными людьми детей, имеющих доминантные аномалии, не бывает.

6. При браке между пораженным (гетерозиготным) и нормальным человеком рождаются нормальные и пораженные дети в отношении 1 : 1. Например, $N+ \times ++ \rightarrow \frac{1}{2}N+,\ \frac{1}{2}++$.

7. При браке между двумя гетерозиготными людьми каждый четвертый ребенок будет нормальным, а остальные дети пораженными. Из числа пораженных детей каждый третий ребенок будет гомозиготным. Например, $N+ \times N+ \rightarrow \underbrace{\frac{1}{4}NN,\ \frac{1}{2}N+}_{\text{пораженные}},\ \frac{1}{4}++$.

Задание

В некоторых семьях белая прядь волос наследуется как доминантный признак (фото IX). Такая родословная приведена в приложении 2. Проследите за наследованием признака и запишите соответствующие генотипы по пунктирным линиям.

1. Каковы родственные отношения между Чарльзом и Джоан? (Такие браки запрещены в некоторых странах, включая Англию.)

2. Найдите в родословной человека, генотип которого точно определить нельзя.

3. Предскажите, какие будут дети у Лили и Элизы.

VIII. РОДОСЛОВНЫЕ ЛЮДЕЙ. РЕЦЕССИВНЫЕ АНОМАЛИИ

Глухота может быть обусловлена многими причинами. В частности, ее может вызывать рецессивный ген. На рис. 20 изображена родословная, которая показывает наследование глухоты, обусловленной этим геном.

Нельзя не заметить, насколько передача по наследству этого признака отличается от наследования доминантных аномалий, описанных в главе VII. Из родословных, приведенных в предыдущей главе, видно, что аномалия передавалась строго из поколения в поколение, т. е. каждый пораженный ребенок имел по меньшей мере одного пораженного родителя. В данном случае глухие дети поколения *IV* имели нормальных предков всех трех предыдущих поколений. Правда, у прабабушки Екатерины была глухая сестра, но она умерла в детстве, и немногие в семье знали о ее существовании. Для рецессивного гена типично передаваться из поколения в поколение в гетерозиготах, у которых не проявляется его действие.

Попытаемся теперь проследить за этим геном в течение нескольких поколений и определить генотипы возможно большего числа людей. Как и в главе III, обозначим ген глухоты буквой d, а его нормальный аллеломорф — знаком $+$. При наследовании доминантного признака можно сразу установить генотип нормальных людей ($++$). В данном случае, наоборот, очевидным оказывается генотип пораженных людей. Все глухие должны иметь генотипы dd, потому что если бы они были гетерозиготными ($+d$), то имели бы нормальный слух. Генотипы нормальных людей, напротив, неизвестны; они могут быть или $++$, или $+d$. В некоторых случаях это установить легко. Каждый глухой имеет два гена d: один полученный от отца, другой — от матери. Поэтому нормальные родители, имеющие глухого ребенка, должны быть гетерозиготными. Это относится к Джону и Мэри, Вилли и Джейн в поколении *III*. Каждый из них, в свою очередь, наследовал ген d от одного из родителей, так что Дорис или Эрик, Билл или Анна, Вальтер или Бэлла (поколение *II*) были, следовательно, гетерозиготными. Вряд ли в какой-либо из этих пар гете-

розиготными были и муж, и жена, так как ни у кого из них не было ни одного глухого ребенка. Кто же из них гетерозиготен? На этот вопрос нельзя было бы ответить, если бы ничего не было известно о предыдущем поколении. Однако, поскольку мы знаем, что Эрик, Вальтер и Анна братья и сестра и их мать имела глухую сестру, то, вероятнее всего, именно эти три человека в поколении *II* и получили ген *d* от своей матери и передали его детям.

Итак, мы выяснили все, что было возможно, относительно генотипов. Подведем итог. Все глухие дети в поколении *IV*, так же как и глухая девочка в поколении *I*,

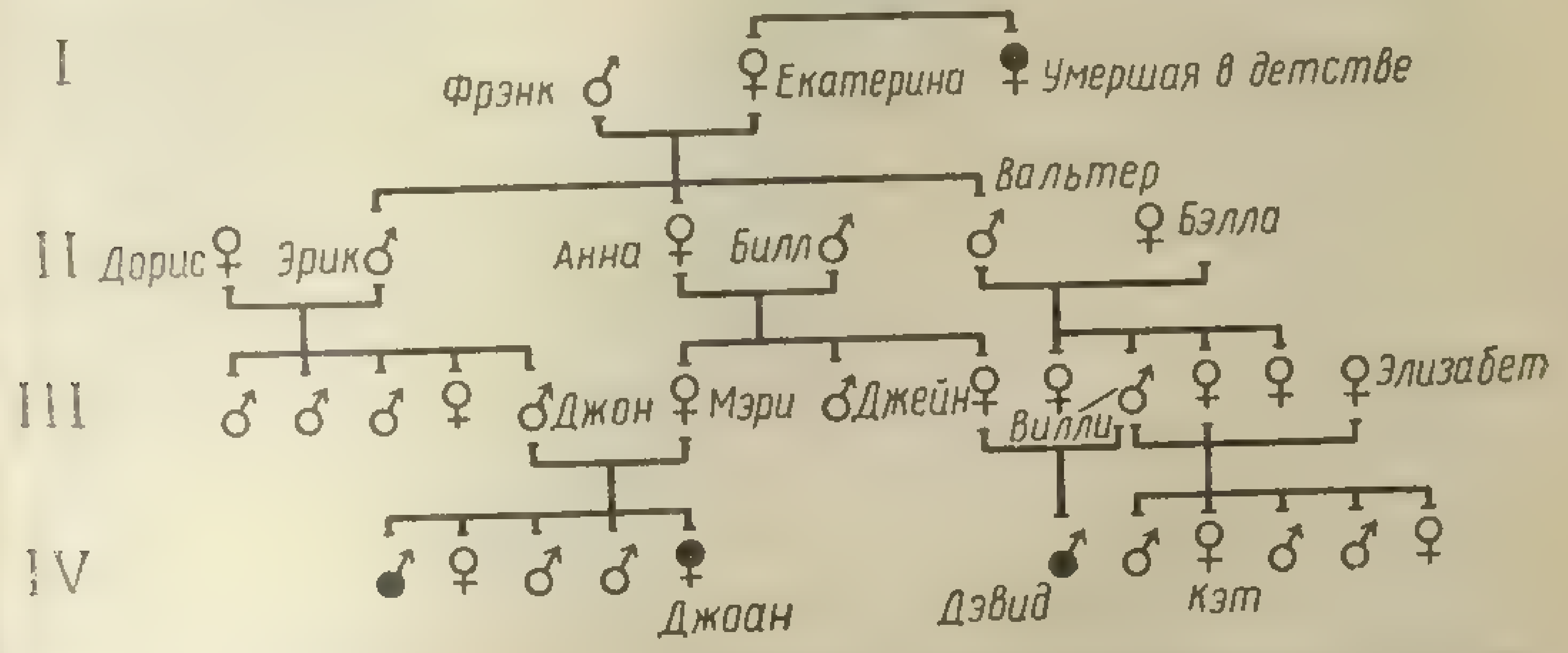


Рис. 20. Родословная, иллюстрирующая наследование глухоты.

имели генотип *dd*. Екатерина в поколении *I*, Эрик, Вальтер и Анна в поколении *II*, Джон, Мэри, Джейн и Вилли в поколении *III* — все были гетерозиготными ($+d$). Остальные могли иметь генотипы или $++$, или $+d$. Поскольку этот ген является редким, то, вероятно, лица, не связанные происхождением с Екатериной, а именно: Дорис, Билл, Бэлла в поколении *II* и Элизабет в поколении *III*—имели генотипы $++$. Для Элизабет это доказывается тем что она имела только нормальных детей от Вилли, который, как мы знаем, был гетерозиготным.

Когда Вилли женился на своей двоюродной сестре Джейн, у них родился глухой ребенок; Джейн, как и Вилли, наследовала ген *d* от своей бабушки Екатерины. Глухие дети родились также у Джона и Мэри, которые тоже были двоюродными братом и сестрой и оба унаследовали ген *d* от той же бабушки. Вы, наверное, слышали о том, что браки между двоюродными братьями и сестрами нежелательны, так как они могут привести к рождению пораженных детей. Теперь вы понимаете, что это действительно

справедливо в тех случаях, когда в роду передается по наследству вредный рецессивный ген, так как двоюродные брат и сестра вполне могут быть оба гетерозиготными, и поэтому не исключено рождение гомозиготных пораженных детей. С другой стороны, брак между двоюродными братом и сестрой, принадлежащими к роду, представители которого не несут вредных рецессивных генов, в этом смысле не опасен.

ПРЕДСКАЗАНИЕ ПРИЗНАКОВ БУДУЩИХ ДЕТЕЙ

Какова вероятность того, что Дэвид будет иметь глухих детей, если он женится на 1) своей двоюродной сестре Джоан, 2) своей сводной сестре Кэт, 3) девушке из другого рода с нормальным слухом?

Дэвид, как мы знаем, гомозиготен (*dd*). Поэтому он передаст ген *d* всем своим детям, независимо от того, на ком он женится. Будут ли дети глухими или нормальными, зависит от того, каким будет партнерный ген, полученный от матери: *d* или +

1. Джоан, как и Дэвид, имеет генотип *dd* и передаст ген *d* всем своим детям. При браке Дэвида с Джоан все их дети будут глухими.

2. Мать Кэт (Элизабет), вероятно, не несет гена *d*, в то время как ее отец (Вилли) гетерозиготен. Кэт с равной вероятностью может быть и гомозиготной (++), если она получила от отца ген +, и гетерозиготной (+*d*), если она наследовала от отца ген *d*. В первом случае все ее дети от брака с Дэвидом будут нормальными с генотипом +*d*. Во втором случае половина детей будет с нормальным слухом (+*d*), а остальные дети глухими (*dd*).

3. Если девушка происходит из рода, где не известны случаи глухоты, то вероятность того, что она несет этот ген, очень низка. Поэтому наиболее вероятно, что все ее дети от брака с Дэвидом будут нормальными с генотипом +*d*.

НАСЛЕДОВАНИЕ РЕЦЕССИВНОЙ АНОМАЛИИ

Правила наследования рецессивной аномалии прямо противоположны тем, по которым передается доминантная аномалия. Это легко понять, если принять во внимание, что в случае рецессивной аномалии нормальный аллель доминантен, а в случае доминантной аномалии нормальный аллель рецессивен. Сказанное станет еще яснее, если мы противопоставим эти правила следующим образом.

1. *Доминантная* аномалия проявляется в каждом поколении; у каждого пораженного ребенка хотя бы один из родителей имеет тот же дефект.

Рецессивная аномалия может «перескакивать» через ряд поколений, прежде чем появится пораженный ребенок от брака гетерозиготных людей.

2. Ген, определяющий доминантную аномалию, не может переноситься нормальными людьми. При доминантном наследовании у нормальных людей он отсутствует.

Ген, определяющий *рецессивную* аномалию, может переноситься нормальными людьми. При рецессивном наследовании нормальные люди могут быть гетерозиготными по этому гену.

3. Если аномалия обусловлена *доминантным* геном, пораженные родители могут иметь нормальных детей, а нормальные родители имеют только нормальных детей.

Если аномалия обусловлена *рецессивным* геном, пораженные родители имеют только пораженных детей; при этом нормальные родители тоже могут иметь пораженных детей. Вероятность рождения пораженных детей возрастает при родственных отношениях между родителями.

ВЫВОДЫ

1. Рецессивная аномалия проявляется не в каждом поколении. Она может «перескакивать» через ряд поколений, прежде чем появится пораженный ребенок в результате брака двух гетерозиготных людей.

2. Если в роду передается по наследству вредный рецессивный ген, то брак между двоюродными братьями и сестрами сопряжен с риском, так как и отец, и мать могут оказаться гетерозиготными и иметь пораженных детей.

3. Люди, пораженные рецессивной аномалией, гомозиготны по соответствующему гену; если два таких человека вступят в брак, то все их дети будут иметь этот дефект.

Задание

Альбинизм вызывается рецессивным геном. Альбиносы имеют белые волосы, белую кожу и бесцветную радужную оболочку глаз, так что просвечивает красный фон и глаза кажутся красными. В приложении 3 приведена родословная, показывающая наследование альбинизма. Проследите за передачей этого гена и обозначьте генотипы возможно большего числа лиц.

Ждете ли вы появления детей альбиносов от браков: 1) Мартина и Джин; 2) Мартина и Кэтти; 3) Джин и нормального мужчины, не состоящего с ней в родстве?

IX. БОЛЕЕ СЛОЖНЫЕ СЛУЧАИ НАСЛЕДОВАНИЯ У ЛЮДЕЙ

Все до сих пор рассмотренные нами родословные являлись примерами четкого доминантного или рецессивного наследования. Однако это является скорее исключением, чем правилом. В этой главе мы рассмотрим некоторые трудности, возникающие при изучении наследственности человека.

ГЕН НЕ ВСЕГДА ПРОЯВЛЯЕТ СВОЕ ДЕЙСТВИЕ

На рис. 21 изображена родословная, показывающая, что наследование несгибающегося мизинца протекало по типу доминантного нарушения. Кости несгибающихся пальцев совершенно нормальны, но некоторые мышцы неправильно прикрепляются к суставу. Вы видите, что существовал только один человек (мужчина в поколении *IV*), который имел несгибающиеся мизинцы на обеих руках.

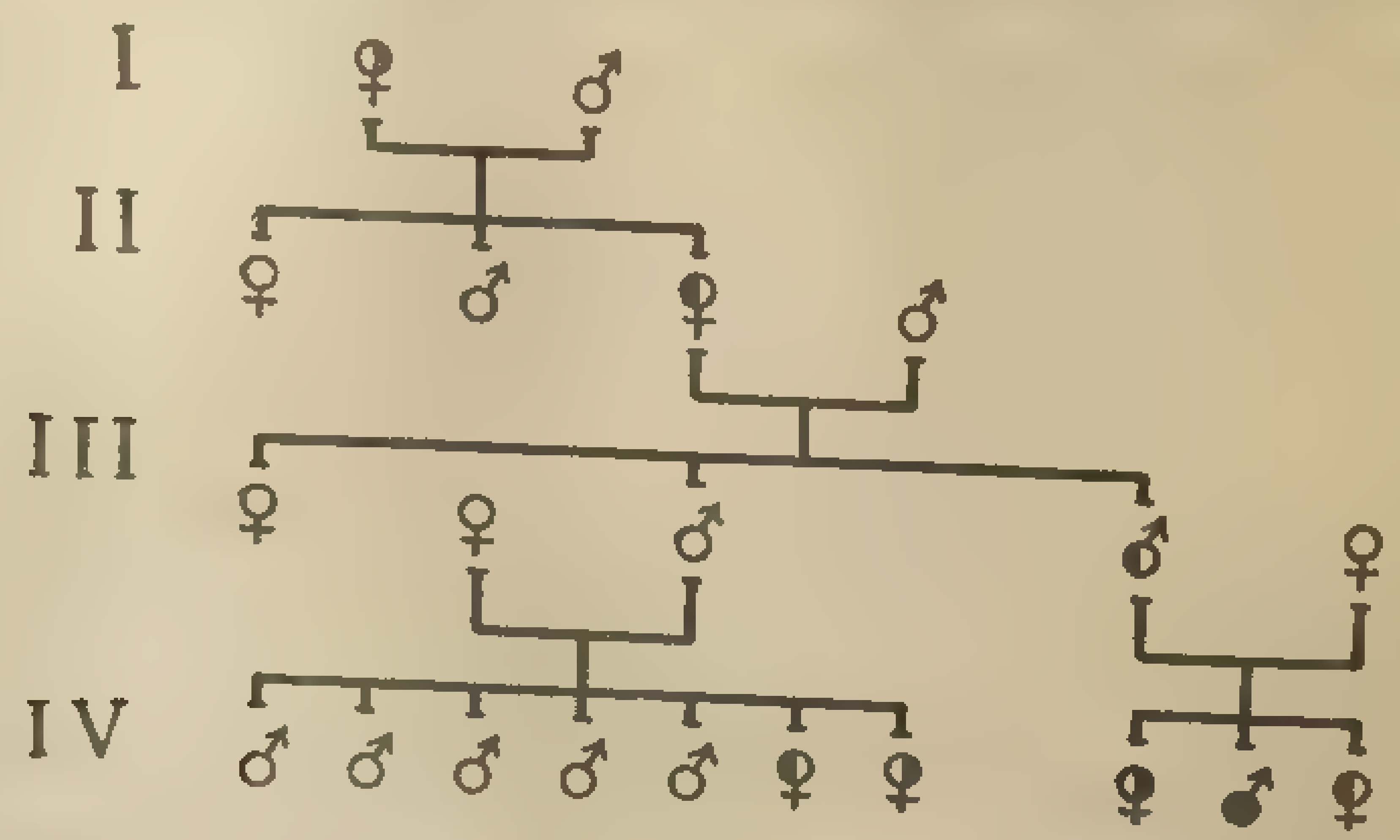


Рис. 21. Родословная, иллюстрирующая наследование несгибающегося мизинца?
◐-левая рука; ◑-правая рука; ●-обе руки.

Более того, у старшего брата в поколении *III* вообще не было этого дефекта, хотя он, несомненно, получил аномальный ген от своей матери, так как имел двух дочерей с этим дефектом. Таким образом, один и тот же аномальный ген вызвал разную степень нарушения, а в одном случае совсем не проявил своего действия. В то же время

аномальный ген, несомненно, присутствовал во всех клетках пораженных людей, включая и те клетки, из которых развивались обе руки; этот ген также, бесспорно, находился и в клетках нормального мужчины поколения *III*. Исходя из наших знаний о действии генов, можно быть совершенно уверенным, что сам ген действовал во всех случаях одинаково. Однако рука человека является очень сложным органом, и небольшие изменения в прикреплении мышц не всегда вызывают одинаковый внешний эффект. В подобных случаях мы говорим, что ген не всегда проявляется, или он имеет «неполное проявление».

Таким образом, если ген неспособен вызывать внешне заметный эффект, то он может проявляться не в каждом поколении, даже при доминантном наследовании, и иногда бывает трудно решить, обусловлена ли аномалия доминантным или рецессивным геном и вообще является ли она наследственной.

Часто только специальное исследование, например с помощью рентгеновских лучей, может обнаружить действие гена с неполным проявлением у их внешне не пораженных носителей.

РАЗЛИЧНЫЕ ГЕНЫ МОГУТ ОБУСЛОВЛИВАТЬ ОДИН И ТОТ ЖЕ ФЕНОТИП

Автомобиль лишается возможности двигаться по разным причинам: из-за дефекта двигателя, неисправности системы передач, выхода из строя аккумуляторной батареи и т. д. Организм человека — несоизмеримо более сложная машина, чем автомобиль, и для его нормального функционирования требуется четкое взаимодействие большого числа органов. Нормальное зрение, например, зависит не только от правильного функционирования всех структур глаза, но и от глазного нерва, а также от функционирования определенных областей мозга. Серьезное нарушение в любом из этих органов приводит к слепоте. Поэтому не удивительно, что наследственная слепота может быть обусловлена любым из очень большого числа генов, среди которых есть и доминантные, и рецессивные. Более удивительным является то, что, казалось бы, один и тот же вид слепоты вызывается в одних семьях доминантным геном, а в других — рецессивным. Но это, вероятно, связано с тем, что современные методы диагностики просто недостаточно совершенны, чтобы различать похожие на-

рушения. Помимо действия генов слепота может возникать в результате несчастных случаев и различных заболеваний. Поэтому нельзя дать однозначный ответ на такие вопросы, как: наследуется ли слепота или могут ли у меня быть слепые дети, если я имею слепых родственников. Только непосредственное изучение причин слепоты и анализ соответствующих родословных позволят ответить на подобные вопросы.

Глухоту могут вызывать два или более неаллельных по отношению друг к другу рецессивных гена. Рассмотрим,



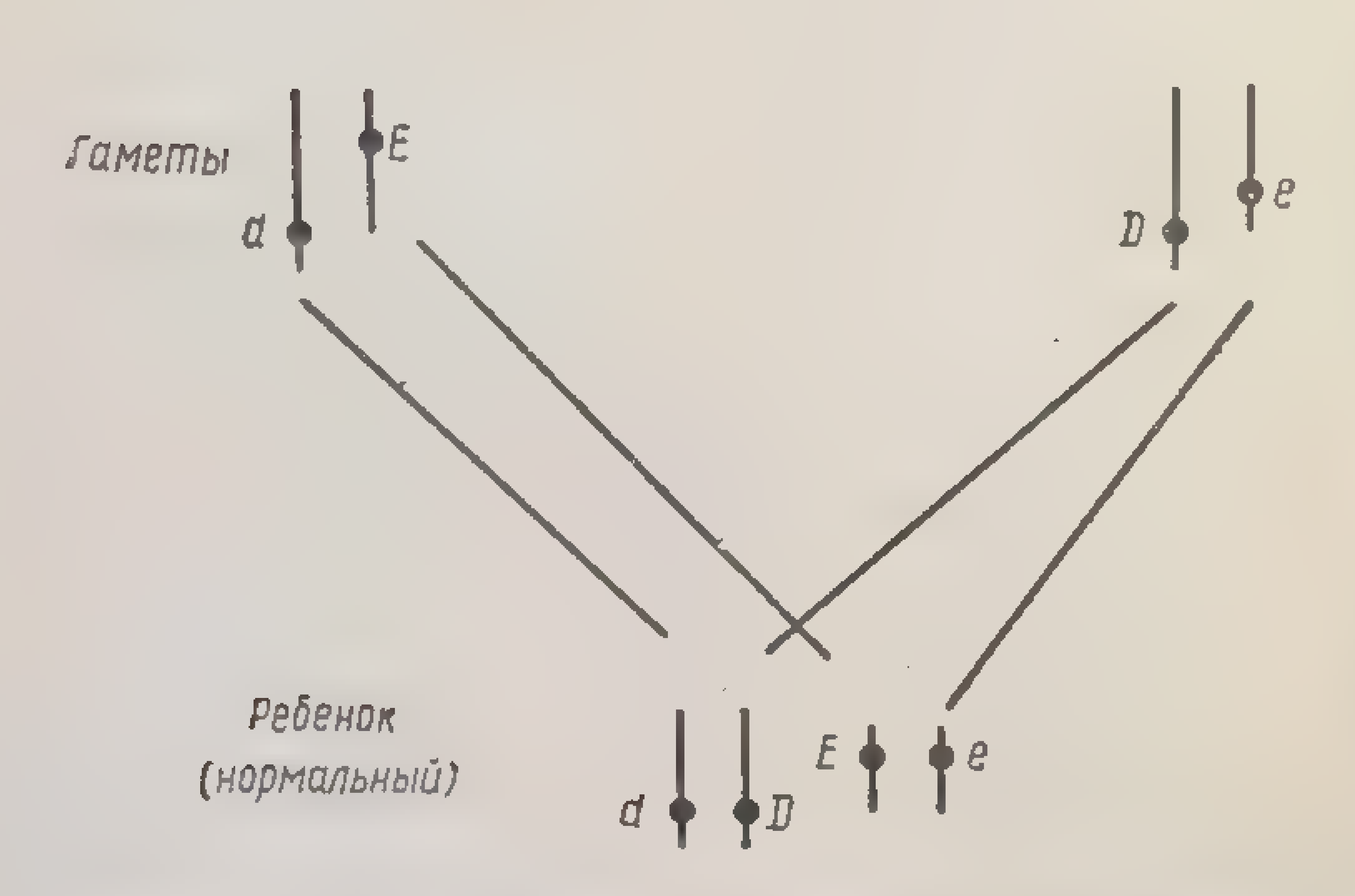


Рис. 22. Схема, иллюстрирующая рождение нормального ребенка у глухих родителей. Глухота родителей обусловлена разными рецессивными генами. Ребенок гетерозиготен по обоим генам.

какие будут дети от брака мужчины, глухота которого обусловлена действием одного из генов, с глухой девушкой, страдающей от действия другого гена. Обозначим эти гены буквами *d* и *e*. Поскольку гены разные, они находятся или в разных хромосомах, или по крайней мере в разных участках одной и той же хромосомы. Каждый из этих генов имеет свой нормальный аллель. Обозначим их соответственно буквами *D* и *E*. (Использование знака + внесло бы в данном случае большое неудобство, так как он обозначал бы два разных гена.) Глухота мужчины обусловлена геном *d*, но он несет нормальные аллели другого гена (*EE*). Поэтому он имеет генотип *ddEE*. Женщина, наоборот, несет нормальные аллели первого гена, а ее глухота вызывается действием гена *e*.

Следовательно, генотип женщины *DDee*.

Родители ♂ *dd EE* × ♀ *DD ee*.

Формирующиеся гаметы получают по одному аллелю каждой пары генов

Гаметы *dE* *De*.

При оплодотворении гаметы сливаются и образуются две новые пары генов

Дети *Dd Ee*.

На рис. 22 показан случай, когда гены *d* и *e* находятся в разных хромосомах.

Дети были бы глухими, если бы имели генотип *dd* или *ee*. Но поскольку их генотип иной, они способны слышать. Такова одна из причин, почему глухие иногда имеют нормальных детей, хотя это, казалось бы, противоречит правилам рецессивного наследования. Еще одна причина подобных явлений будет рассмотрена в следующем разделе.

ВНЕШНИЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ МОГУТ ВЫЗВАТЬ ЭФФЕКТ, НЕОТЛИЧИМЫЙ ОТ ДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ

На рис. 23 изображена родословная, отдельные представители которой страдали глухотой. Сразу видна необычность этой схемы.

Два глухих брата из поколения *II* имели глухих жен. Каждый из них имел четверых детей, но в то время как все

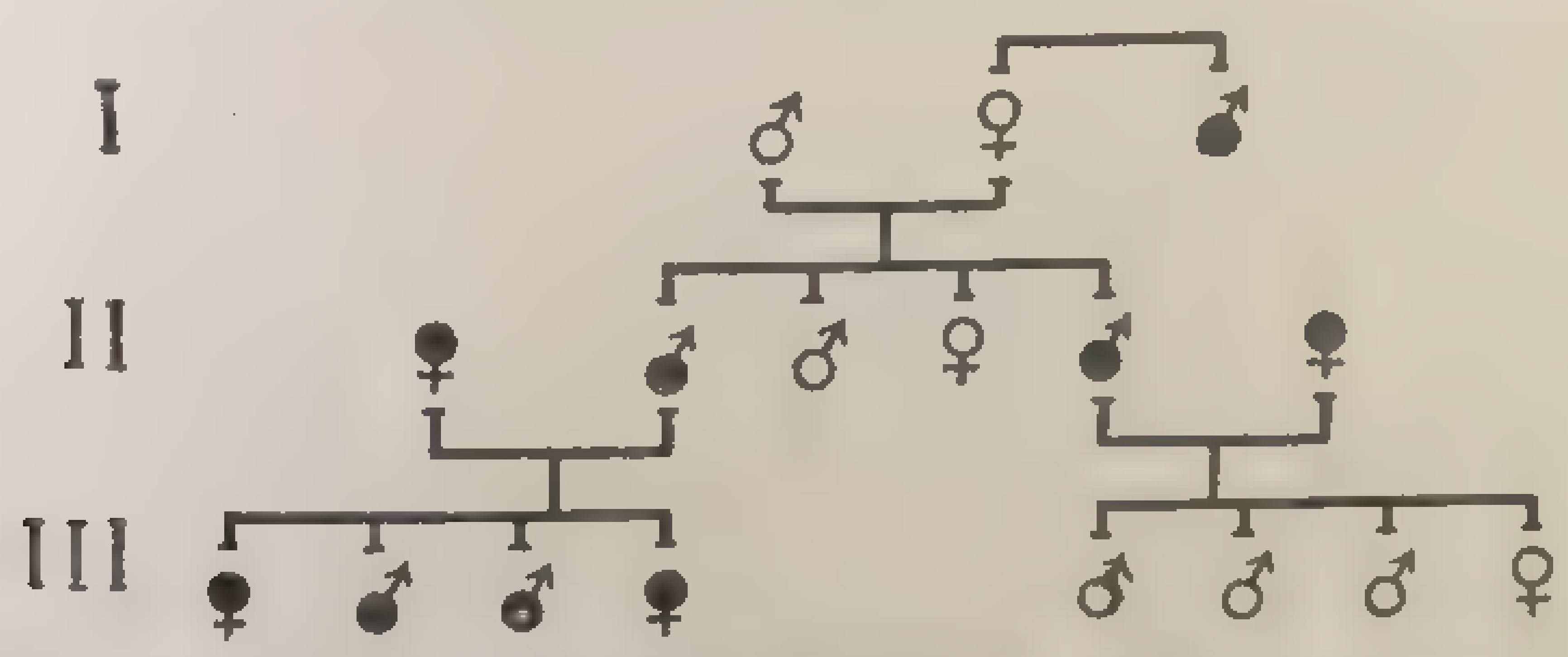


Рис. 23. Родословная, иллюстрирующая наследование глухоты.

дети старшего брата были глухими, все дети младшего брата имели нормальный слух. Рождение глухих детей, как мы уже знаем из главы VIII, вполе закономерно. Рождение же детей с нормальным слухом является неожиданным. Объяснение этому, однако, совсем простое: жена младшего брата потеряла слух в результате заболевания скарла-

тиной в раннем детстве. Она имела генотип $++$ и передала всем своим детям ген $+$, которые поэтому были гетерозиготными ($+d$) и имели нормальный слух.

Признак, возникающий под влиянием внешних воздействий, часто называют *приобретенным признаком*. Приобретенные признаки могут возникнуть в результате заболеваний или несчастного случая. Они также возникают под действием климатических условий (у белых людей в тропиках кожа становится темной от загара); в результате тренировки (у спортсмена развивается сильная мускулатура); благодаря обучению (человек приобретает способность разговаривать на нескольких языках) и под влиянием многих других внешних факторов. О наследовании приобретенных признаков шли многочисленные и горячие дискуссии среди биологов. Одни утверждали, что эти признаки могут передаваться по наследству, другие отрицали это. Последние, как выяснилось, были правы: приобретенные признаки являются не наследственными, и независимо от того, полезные или вредные изменения происходят в организме под влиянием внешних воздействий, эти изменения не передаются потомству.

В последние годы, как вы, вероятно, слышали, обнаружено, что применение, казалось бы, безвредного снотворного — талидомида — беременными женщинами вызывало у них рождение детей без рук или без ног. Это вызывалось непосредственным действием лекарства на развивающегося ребенка в утробе матери. Потеря рук или ног в данном случае — приобретенный признак. Этот препарат не вызывает изменений генотипа, и следовательно, уродство не будет передаваться следующим поколениям.

Независимо от того, сколько вы занимались математикой в школе, ваши дети должны будут изучать математику с самого начала. Но если ваши успехи в математике обусловлены какими-то генами, которые позволяют вам с легкостью усваивать этот предмет, то много шансов, что ваши дети наследуют эти гены, и для них математика также будет легкодоступным предметом. Мы еще вернемся к вопросу взаимодействия генов и внешней среды в главе XVIII.

НАСЛЕДОВАНИЕ НОРМАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ

Несмотря на существование рассмотренных нами сложностей, многие аномалии или заболевания у людей передаются по простой схеме доминантного или рецессивного на-

следования. Нормальные же признаки по таким простым схемам наследуются очень редко. Это, однако, не означает, что гены, контролирующие нормальные признаки, наследуются иным путем, чем гены, вызывающие всевозможные аномалии. Все гены, какие бы признаки они ни контролировали, передаются в соответствии с законами Менделя. Многие резко выраженные аномалии, как правило, вызываются действием отдельных генов, в то время как нормальные признаки обычно зависят от взаимодействия большого числа генов, среди которых трудно или даже невозможно выделить какой-то один и проследить за ним в течение нескольких поколений. Рассмотрим в качестве примера цвет глаз. У дрозофилы, как вы уже знаете, цвет глаз контролируется многими генами, разбросанными по всем хромосомам. Эти гены выявлены путем скрещиваний мух. Подобные эксперименты нельзя проводить с людьми, поэтому мы знаем гораздо меньше о генах, контролирующих цвет глаз человека, чем о тех же генах у дрозофилы. Совершенно очевидно, однако, что у человека также имеется много генов, взаимодействие которых обусловливает большое разнообразие цвета глаз: темно- и светло-карие, темно- и светло-голубые, голубовато-зеленые, светло-коричневые, серые и т. д. В рассмотренных ранее примерах мы выделяли одну пару аллелей, которая определяет основные цвета глаз — карий и голубой. В этой паре аллель, определяющий карий цвет глаз, доминирует над аллелем, определяющим голубой цвет. Но не так легко найти семью, в родословной которой карий и голубой цвет глаз четко передавался бы по правилам доминантного и рецессивного наследования в течение нескольких поколений. Это происходит потому, что в большинстве семей эффект, вызываемый генами, определяющими основной цвет глаз, изменяется в результате действия других генов.

Различие между наследованием нормальных и аномальных признаков еще более резко выражено для таких признаков, как размеры тела или умственные способности. Их называют *мерными*, или *количественными* потому, что нормальные индивидуумы отличаются друг от друга количественными, а не качественными показателями. Расщепление по таким количественным признакам (большие или маленькие размеры тела, хорошие или слабые умственные способности) не дает отношений 1 : 1 или 3 : 1, поскольку эти признаки определяются как многими ге-

нами, так и окружающими условиями. Четкое расщепление наблюдается только в тех случаях, когда ген вызывает столь сильное отклонение от нормы, что оно перекрывает действие и всех нормальных генов, и внешней среды. Например, у мышей рецессивный ген вызывает карликовый рост, действуя на гипофиз — железу, расположенную в основании черепа. У таких карликовых мышей гены, определяющие нормальный рост, не могут проявиться, подобно тому как автомобиль не может показать своей скорости при неисправном двигателе. Поэтому расщепление по гену карликового роста у мышей приводит к четким менделевским отношениям. И у человека карликовый рост может быть обусловлен действием отдельных генов (обычно доминантных), которые также дают менделевское расщепление, в то время как различия в росте нормальных людей не подчиняются этому закону. Это же относится и к умственным способностям. Однако некоторые типы слабоумия передаются строго по правилам рецессивного наследования, потому что в организмах, гомозиготных по этим генам, не могут проявиться все остальные нормальные гены, определяющие умственные способности.

ВЫВОДЫ

1. Изучение наследственности человека посредством анализа родословных осложняется различными факторами. Ген может не всегда проявлять свое действие, и это приводит к тому, что даже при доминантном наследовании соответствующий признак появляется не в каждом поколении. Различные гены могут вызывать одинаковый эффект; поэтому внешне один и тот же дефект в одной семье может быть обусловлен доминантным геном, а в другой — рецессивным. Если дефект у обоих родителей вызывается разными рецессивными генами, то дети рождаются нормальными. Аномалии, которые часто бывают обусловлены действием генов, могут возникать также и под влиянием внешней среды, и в этом случае они не наследуются.

2. Нормальные признаки редко показывают четкое расщепление, так как они обусловлены взаимодействием большого числа генов между собой и с внешней средой. Это особенно относится к количественным (мерным) признакам, таким, как размеры тела или умственные способности.

Задание

Составьте вашу родословную, использовав следующие признаки:

1) цвет глаз (см. стр. 63);

2) рыжие волосы (этот признак обычно обусловлен рецессивным геном, но нередко маскируется действием других генов, контролирующих окраску волос);

3) веснушки (этот признак обычно обусловлен доминантным геном, но на него, кроме того, оказывают влияние ген рыжих волос и солнечные лучи);

4) способность свертывать язык желобком (признак, обусловленный доминантным геном).

> П р и м е ч а н и е. Если недостаточно сведений о предыдущих поколениях, то при составлении родословной следует использовать сведения о возможно большем числе двоюродных и троюродных братьев и сестер.

X. МНОЖЕСТВЕННЫЕ АЛЛЕЛИ. ЛЕТАЛИ

До сих пор во всех примерах мы сталкивались с парами аллельных генов: карий и голубой, рогатый и комолый, гладкий и морщинистый. Однако почему бы не допустить существования большого числа аллелей данного гена. В действительности очень часто так и бывает. В таких случаях мы говорим о *множественных аллелях*. Все множественные аллели данного гена обозначают одной и той же буквой, а отдельные аллели — индексами к этой букве.

На рис. 24 показан случай множественного аллелизма у кролика. На нем изображены: дикий кролик с окрашенной шерстью; кролик шиншилла с серебристой шерстью;

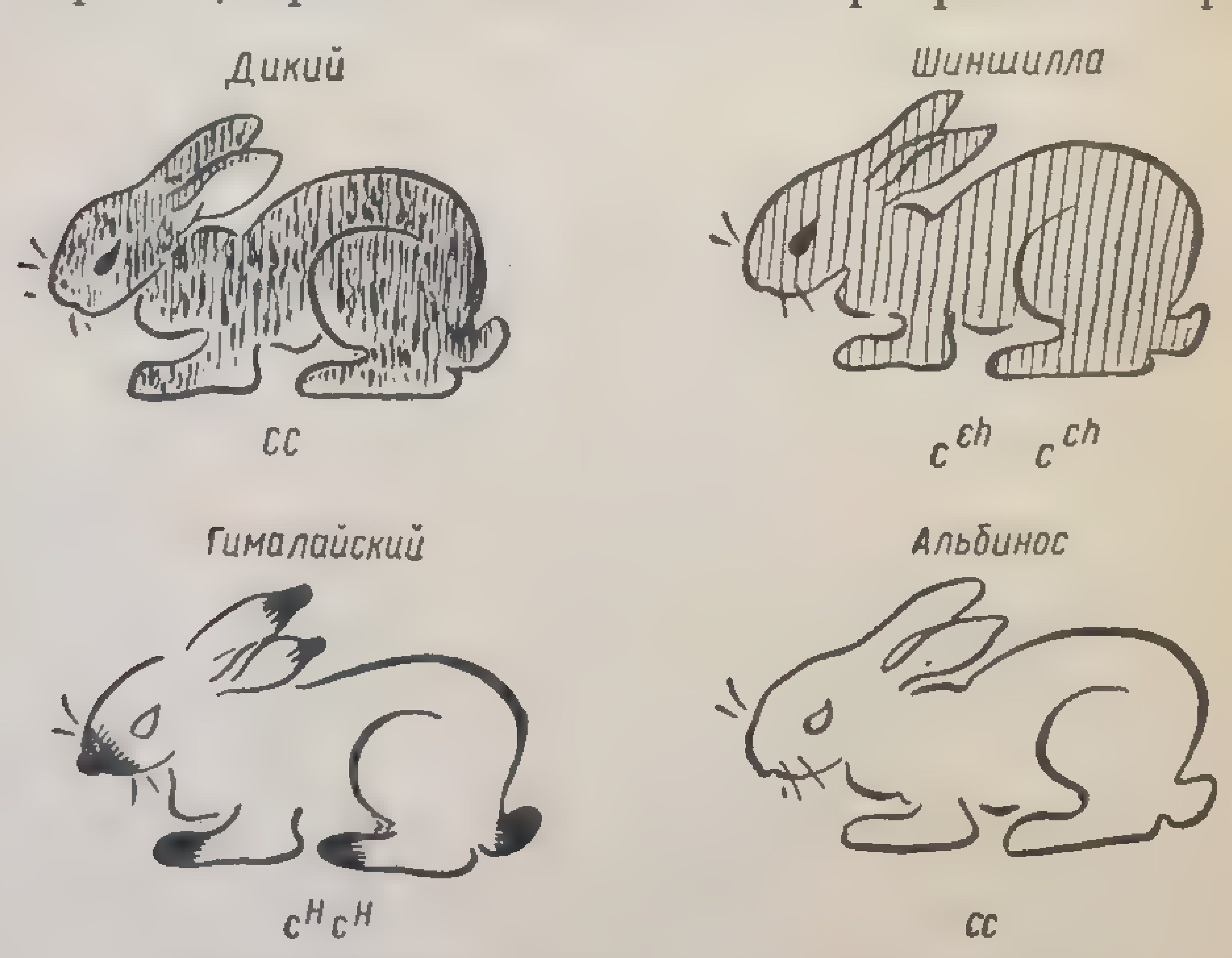


Рис. 24. Множественные аллели у кролика.

гималайский кролик с розовыми глазами и белой шерстью, за исключением ушей, лап, носа и кончика хвоста, и кролик-альбинос с белой шерстью и розовыми глазами. Окраска всех этих кроликов определяется аллеломорфами одного и того же гена. Аллель альбиноса c^H, обусловли-

вающий полное отсутствие окраски, рецессивен по отношению ко всем остальным аллелям. Аллель, определяющий гималайскую окраску c^H, доминантен по отношению к аллелю c и рецессивен по отношению к остальным аллелям. Аллель, вызывающий окраску шиншилла c^{ch}, доминантен по отношению к аллелям гималайского кролика и кролика-альбиноса и рецессивен относительно аллеля дикого типа + или C. Аллель C доминирует над всеми остальными аллелями. Если мы используем знак > вместо слов «доминантен по отношению к», то сможем расположить эти четыре гена в следующем порядке:

$$C \text{ (или } +) > c^{ch} > c^{H} > c.$$

Любой из кроликов может, конечно, нести не более двух из перечисленных аллелей, так как он имеет только одну пару хромосом с данным геном. Например, генотип может быть Cc, и тогда кролик будет иметь окраску дикого типа, или $c^{ch}c$, и тогда кролик будет шиншилла, или $c^H c^H$, и тогда он будет гималайским и т. д.

Хорошо известная серия множественных аллеломорфов человека лежит в основе так называемых групп крови (А, В и 0), которые легко определить в лабораторных условиях и которые имеют большое значение при выборе донора. Основными аллелями этой серии являются А, В и 0 (правильнее эти аллели было бы обозначить I^A, I^B и I^0, но для большей простоты мы будем пользоваться только индексами). Аллели А и В доминантны по отношению к аллелю 0, но ни один из них не доминирует над другим. Следовательно, генотипы и соответствующие им фенотипы (группы крови) можно записать так, как показано в табл. 8.

ТАБЛИЦА 8

Генотип	Группа крови (фенотип)	Генотип	Группа крови (фенотип)
OO	O	BB	B
AA	A	BO	B
AO	A	AB	AB

Из табл. 8 можно сделать некоторые выводы о наследовании группы крови. Так, женщина или мужчина с группой крови АВ передает детям ген А или В и поэтому не имеет детей с группой крови 0. Если родители имеют

группу крови А, то их дети будут иметь группы крови А или 0, но не В или АВ.

Другой ген имеет свою серию множественных аллелей, определяющих группу крови по Rh (это начальные буквы названия обезьяны резус, у которой была впервые обнаружена данная группа крови).

Эта серия состоит из очень большого числа аллелей, но для практических целей обычно бывает достаточным различать два аллеля, определяющих соответственно резус-положительную и резус-отрицательную реакции крови (Rh^+ и Rh^-). Аллель Rh^+ доминирует над аллелем Rh^-. Таким образом, человек с резус-отрицательной реакцией крови должен быть гомозиготным по гену Rh^-, а человек с резус-положительной реакцией может быть и гомозиготным ($Rh^+ Rh^+$), и гетерозиготным (Rh^+Rh^-). При браке между резус-отрицательной женщиной и резус-положительным мужчиной (гомозиготным или гетерозиготным) ребенок может получить ген Rh^+ от отца. Особое значение группы крови по Rh заключается в том, что резус-положительный ребенок, развивающийся в утробе резус-отрицательной матери, иногда рождается с тяжелой формой анемии. В настоящее время у беременных женщин определяют группу крови по Rh. Если женщина резус-отрицательна, то определяют группу крови и у ее мужа. Если он оказывается резус-положительным, то за протеканием беременности устанавливают специальное наблюдение, чтобы своевременно принять меры для предотвращения малокровия у новорожденного или сразу же начать необходимое лечение, если все же родится не вполне здоровый ребенок.

У мышей, кроликов и других близких к ним животных пестрая серовато-коричневая окраска шерсти обусловлена наличием желтой перетяжки на каждом волоске, имеющем в остальном черную окраску. Это легко заметить, если подуть против шерсти так, чтобы приподнялась часть волос. Этот тип окраски называется агути. Нормальный ген, вызывающий образование желтой перетяжки, обозначают буквой *A*. Он принадлежит к серии множественных аллелей. Один из аллелей этой серии *a* определяет отсутствие перетяжки, и тогда каждый волос оказывается окрашенным в черный цвет. Аллель *a* рецессивен по отношению к аллелю *A*, и поэтому животные с генотипом *aa* будут черными, а с генотипом *Aa* — агути. Особый интерес представляет тот аллель данной серии, который доми-

нирует над всеми остальными. Он вызывает ярко-желтую окраску шерсти и поэтому называется желтым. Чтобы была ясна его принадлежность к аллелям серии агути, его обозначают A^Y.

Впервые желтую мышь обнаружили в одном из вивариев еще в прошлом веке. После повторного открытия законов Менделя генетики начали изучать наследование желтой окраски и обнаружили интересное явление. Желтые мыши, скрещенные с агути или с неагути (черные мыши), всегда давали в потомстве некоторое количество агути или черных мышей. Очевидно, все эти желтые мыши были гетерозиготными (A^YA или A^Ya). Чтобы получить гомозиготных мышей, генетики скрестили гетерозиготных желтых мышей между собой:

$$P_1 \qquad \underset{\text{желтые}}{A^YA} \times \underset{\text{желтые}}{A^YA}$$

$$\text{Ожидаемое } F_1 \quad \underbrace{{}^1/_4\, A^YA^Y,\ {}^1/_2 A^YA}_{{}^3/_4 \text{ желтых}} \quad \underset{{}^1/_4 \text{ агути}}{{}^1/_4\, AA}$$

$$\text{или} \quad \underset{\text{желтые}}{A^Ya} \times \underset{\text{желтые}}{A^Ya}$$

$$\underbrace{{}^1/_4\, A^YA^Y,\ {}^1/_2 A^Ya}_{{}^3/_4 \text{ желтых}} \qquad \underset{{}^1/_4 \text{ черных}}{{}^1/_4\, aa}$$

Среди желтых мышей первого поколения каждая третья мышь (¼ от ¾) должна бы быть гомозиготной. Чтобы выявить таких гомозиготных мышей, генетики провели испытание по потомству, скрестив желтых мышей F_1 с агути или с черными мышами, поскольку аллель A^Y доминирует и над A, и над a, все потомство гомозиготных мышей должно быть желтым

$$P_1 \qquad A^YA^Y \times AA \qquad \text{или} \qquad A^YA^Y \times aa$$

$$\text{Ожидаемое } F_1 \qquad \text{Все } A^YA \text{ желтые} \qquad \text{Все } A^Ya \text{ желтые}$$

Однако даже при испытании большого числа желтых мышей в каждом помете помимо желтых мышат были агути или черные. Из 4776 мышат, появившихся в результате этих скрещиваний, 2378 имели желтую окраску, и

2398 — агути или черную, что и следовало ожидать, если бы все испытанные желтые мыши были гетерозиготными. Оказалось, что скрещивание между желтыми мышами просто не дает ожидаемых гомозигот.

Как это можно объяснить? К тому времени уже не вызывало сомнений, что в соответствии с первым законом Менделя при скрещивании гетерозиготных организмов ¼ зигот должна быть гомозиготной по любому аллелю. Если тем не менее гомозиготы по аллелю A^Y не появлялись в потомстве, то, очевидно, они погибали еще до рождения. Тогда скрещивания между двумя желтыми мышами должны были бы давать меньшие по численности пометы, чем скрещивания, в которых хотя бы один из родителей не имел желтой окраски. И это, действительно, подтвердилось.

Более того, в пометах, полученных в результате скрещиваний гетерозиготных мышей, 2386 мышат были желтыми, и 1236 — агути или черными. Эти числа не соответствуют обычному отношению 3 : 1, но очень близки к отношению 2 : 1, которое и следовало бы ожидать при гибели мышей, гомозиготных по желтой окраске, еще до рождения. Действительно, тщательное исследование показало, что при этих скрещиваниях около ¼ эмбрионов погибают на самой ранней стадии развития.

Гены, которые приводят к гибели организмы, гомозиготные по этим генам, называются *рецессивными леталями*. Ген желтой окраски у мышей — это и есть рецессивная леталь. Однако внешнее проявление данного гена в окраске шерсти доминантно, и поэтому при желании можно не допустить его летального действия, если не скрещивать желтых мышей между собой. К сожалению, большинство рецессивных леталей, которые нередко несут домашние животные, не проявляют себя в гетерозиготах. Например, рецессивный ген, вызывающий щель в нёбе у свиней, действует как леталь, так как поросята, гомозиготные по этому гену, не могут сосать; гетерозиготы же — совершенно нормальные животные. Рецессивная леталь, вызывающая отсутствие шерсти, приводит к гибели телят почти сразу же после рождения; и опять же гетерозиготы нормальны. В таких случаях невозможно произвести даже обычное испытание по потомству (см. главу VI), поскольку ни одно гомозиготное животное, необходимое для такого скрещивания, не выживает. Скотовод обнаруживает гетерозиготных животных, только если они скрещиваются

между собой и дают летальное потомство; это позволяет ему отбраковать данных животных как производителей.

Иногда бывает так, что животное, которое несет рецессивную леталь или какой-либо другой вредный ген, широко используют на племя, так как оно обладает некоторыми ценными качествами. Например, ген слепоты у ирландских сеттеров (см. главу VI) очень распространился в 30-е годы, когда почти все чистопородные сеттеры оказались потомками одной знаменитой собаки (♀), которая, очевидно, была гетерозиготной по этому гену. Хорошо известен случай распространения среди шведского крупного рогатого скота летального гена, определяющего отсутствие шерсти, полученного от знаменитого быка гольштейн-фризской породы, которого широко использовали как производителя.

ВЫВОДЫ

1. Множественные аллели являются аллелями одного и того же гена; все они аллельны по отношению друг к другу. Организм может быть гомозиготным по любому аллелю и гетерозиготным по любым двум аллелям, но он никогда не несет более двух аллелей одного гена.

2. Рецессивными леталями являются гены, приводящие гомозиготы к гибели до их рождения или сразу после рождения. Некоторые из леталей проявляют себя в фенотипе гетерозиготных организмов как доминантные гены; в этих случаях от них легко избавиться. Большинство же рецессивных леталей домашних животных не проявляют себя в гетерозиготах и поэтому могут широко распространиться, прежде чем будут выявлены в результате случайного скрещивания гетерозиготных организмов между собой и гибели части потомства.

Задание

1. Ген серии агути у мышей имеет пять аллелей по окраске шерсти: желтый (A^Y), агути с белым брюшком (A^w) агути — окраска дикого типа (A), черный с рыжевато-коричневым — черная спинка и рыжевато-коричневое брюшко (a^t) и неагути (a). У живых мышей можно встретить все генотипы, которые могут быть образованы этими аллелями (кроме генотипа $A^Y A^Y$). Сколько всего может быть генотипов?

2 В табл. 9 приведены различные группы крови родителей и ребенка. Какие из этих комбинаций в действительности невозможны?

ТАБЛИЦА 9

Отец	Мать	Ребенок	Отец	Мать	Ребенок
а) AB	A	B	д) A, Rh^{-}	O, Rh^{-}	A, Rh^{+}
б) AB	A	O	е) O, Rh^{+}	B, Rh^{+}	AB, Rh^{-}
в) O	B	O	ж) A, Rh^{-}	B, Rh^{-}	O, Rh^{-}
г) O, Rh^{+}	B, Rh^{-}	O, Rh^{-}			

3. Гетерозиготный бык $+/l$, который несет рецессивную леталь, вызывающую отсутствие шерсти, скрещен с несколькими коровами, гомозиготными по нормальному аллелю:

а) какая часть телят будет гетерозиготной по l?

б) выросшие телки могут быть скрещены со своим отцом. Какова при этом вероятность рождения теленка без шерсти, если мать гетерозиготна?

в) используя ответы, полученные на первые два вопроса, вычислите вероятность рождения нежизнеспособного теленка в результате скрещивания гетерозиготного быка $+/l$ с одной из его дочерей от нормальной коровы.

(Скрещивание быков с их дочерьми — прием, которым можно пользоваться для выявления рецессивной летали у быка.)

XI. КАК ОПРЕДЕЛЯЕТСЯ ПОЛ

Почему одни дети рождаются мальчиками, другие — девочками? В течение длительного времени это было необъяснимым и порождало различные суеверия. Как часто бывает, ответ на этот вопрос был получен на основании изучения простых организмов. У многих видов животных, как и у людей, в потомстве бывает примерно равное число самцов и самок, и у всех этих видов пол определяется в принципе одинаково. Одним из таких видов является Drosophila melanogaster, хромосомы которой изображены на рис. 25,*а*. Их всего четыре пары: одна пара состоит из продолговатых хромосом средних размеров, две пары представлены длинными V-образными хромосомами и одна

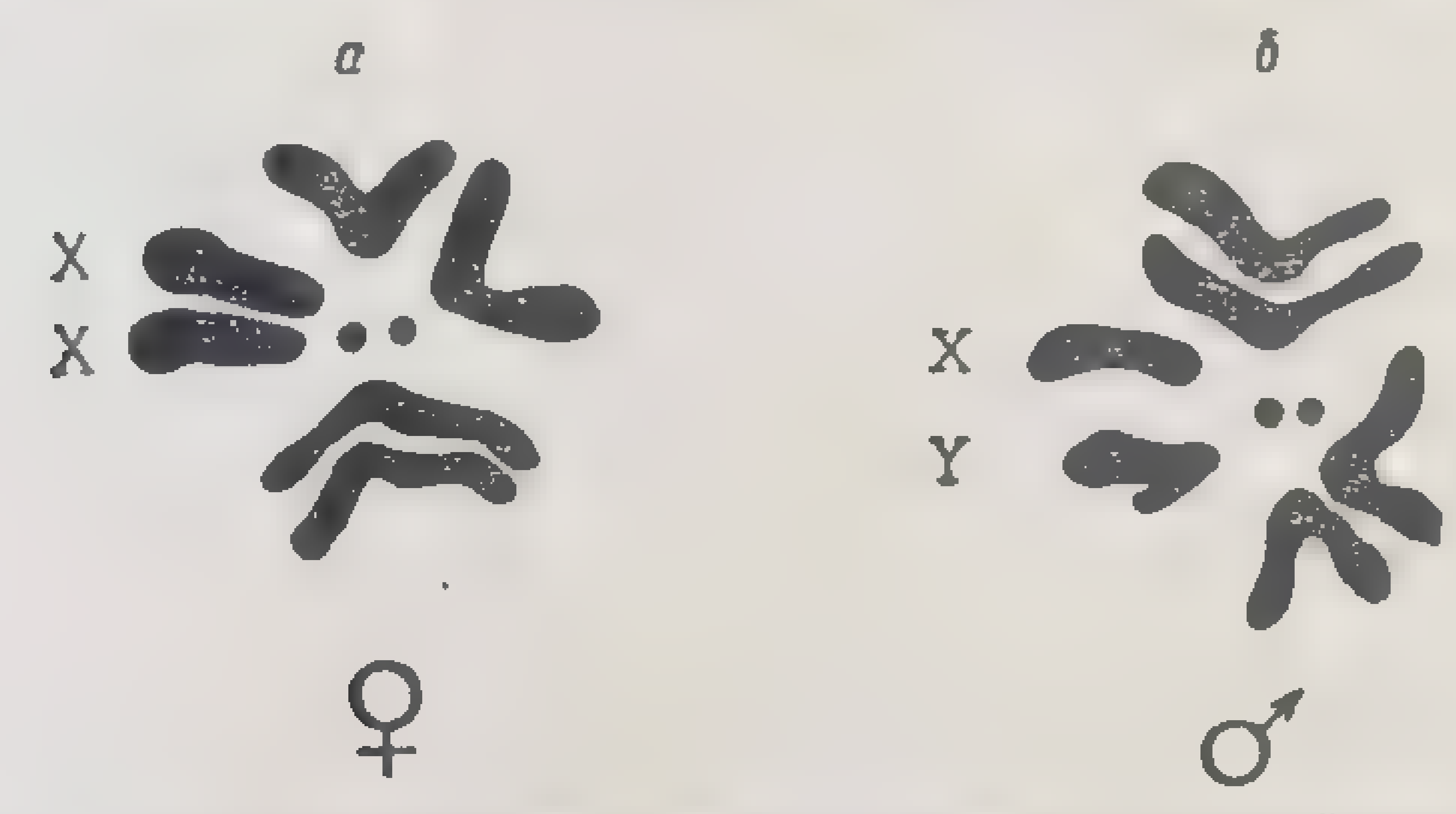


Рис. 25. Хромосомы самок и самцов дрозофилы.

пара — хромосомами, похожими на точки. Так выглядят хромосомы в клетках самки дрозофилы; хромосомы клеток самца изображены на рис. 25, *б*. Различие совершенно очевидно. У самца имеется только одна продолговатая хромосома; ее партнер представлен хромосомой иной формы, несколько напоминающей пастуший посох. Продолговатая хромосома называется X-хромосомой, а ее изогнутый партнер у самца — Y-хромосомой. Каждая самка дрозофилы имеет две X-хромосомы, каждый самец — одну X- и одну Y-хромосому. Они называются *половыми хромосомами*. Остальные три пары хромосом, одинаковые у самок и самцов, называются *аутосомами*

На рис. 26 схематично показано, как определяется пол у дрозофилы. В верхней части схемы *I* изображены хромосомы родителей. При формировании гамет партнеры половых хромосом, как и хромосомы всех остальных пар, расходятся и попадают в разные гаметы. В результате все яйцеклетки получают по одной X-хромосоме; при образовании же сперматозоидов одна из них несет X-хромосому, другая — Y-хромосому. Кроме того, все гаметы

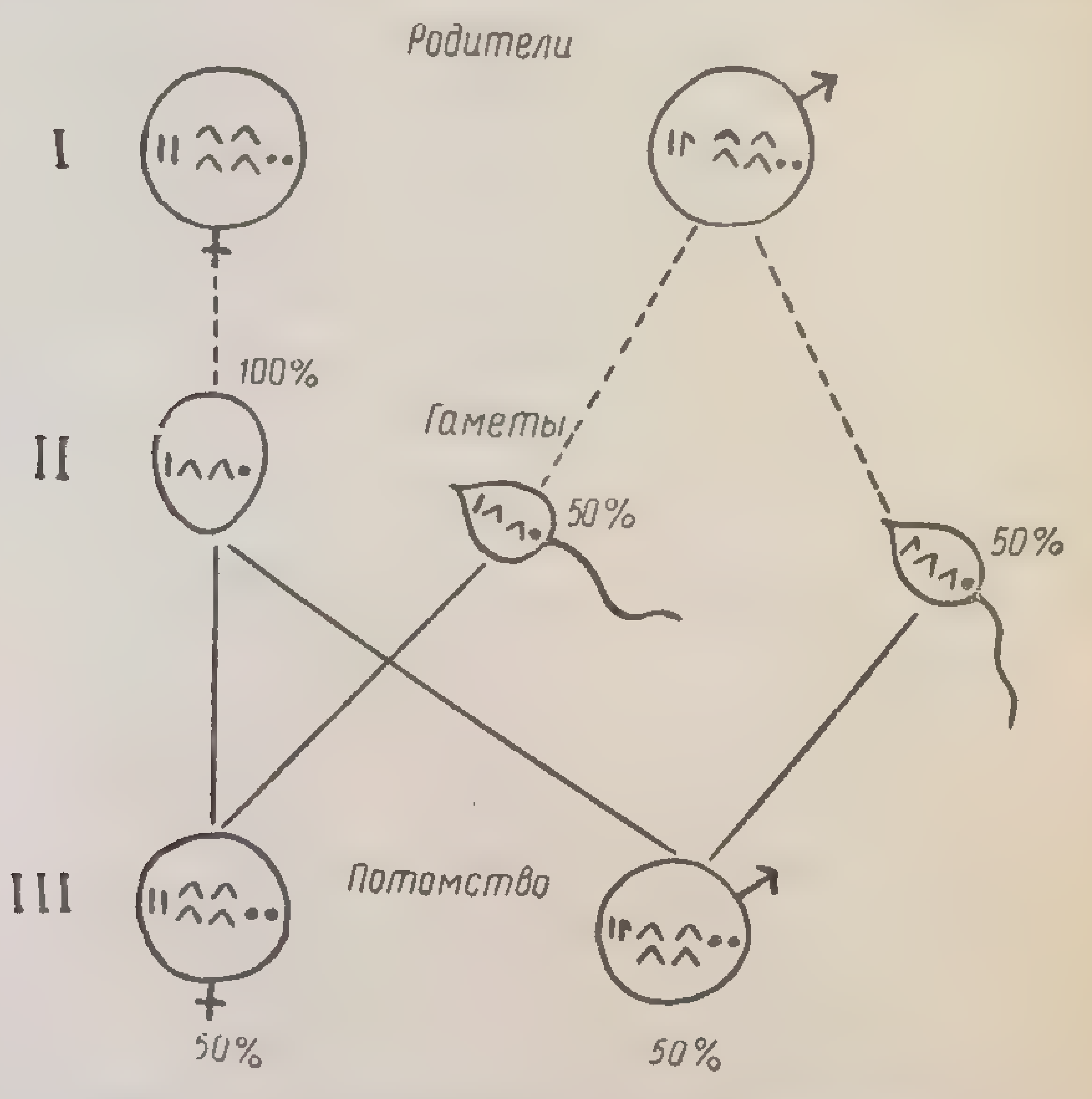


Рис. 26. Определение пола у дрозофилы.

содержат по одному партнеру каждой пары аутосом (см. схему *II*). Поскольку вероятность оплодотворения яйцеклетки тем или иным сперматозоидом одинакова, то половина яйцеклеток будет оплодотворена сперматозоидами, несущими X-хромосому, и половина — сперматозоидами, несущими Y-хромосому.

Из яйцеклеток, получивших вторую X-хромосому, развиваются самки, а из яйцеклеток, получивших Y-хромосому, — самцы (см. схему *III*).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Механизм распределения X- и Y-хромосом при образовании половых клеток приводит к тому, что в каждом поколении рождается примерно одинаковое число самцов и самок.

Такой механизм обнаружен у многих животных и, в частности, у всех млекопитающих, включая человека. Как и у дрозофилы, в каждой клетке женщины присутствуют две X-хромосомы, а в каждой клетке мужчины — одна X- и одна Y-хромосома. У человека половые хромосомы выглядят иначе, чем у дрозофилы, но так же, как и у дрозофилы, различаются по форме. И мужчины, и женщины имеют, кроме того, 22 пары аутосом. При образовании гамет хромосомы каждой пары расходятся в разные клетки, в результате чего все яйцеклетки получают по 22 аутосомы и по одной X-хромосоме, в то время как сперматозоиды образуются двух типов: половина из них, помимо 22 аутосом, получает X-хромосому, а вторая половина — Y-хромосому. Таким образом, определение пола у человека можно представить в виде следующей схемы:

Родители

Мать	Отец
22 пары аутосом + 2X	22 пары аутосом + X + Y

Гаметы

Яйцеклетки	Сперматозоиды
22 аутосомы + X	22 аутосомы + X (50%) 22 аутосомы + Y (50%)

Дети

22 аутосомы + X (от матери)	22 аутосомы + X (от матери)
22 аутосомы + X (от отца)	22 аутосомы + Y (от отца)
22 пары аутосом + 2X ↓ Девочка	22 пары аутосом + X + Y ↓ Мальчик

Два типа сперматозоидов, определяющих мужской и женский пол, образуются в равных количествах. Рождение несколько большего числа мальчиков, чем девочек, относят за счет большей вероятности оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом, несущим Y-хромосому.

Птицы имеют в основном такой же механизм определения пола, как и млекопитающие. Отличие заключается только в том, что у птиц самка несет X-и Y-хромосомы, а самец — две X-хромосомы*.

Итак, все сперматозоиды относятся к одному типу: каждый из них, помимо аутосом, несет одну X-хромосому. Яйцеклетки же бывают двух типов: одна половина из них несет X-, а другая Y-хромосому. Поскольку вероятность оплодотворения яйцеклетки не зависит от ее типа, то одна половина птенцов начинает развиваться из зигот, несущих две X-хромосомы, и превращается в самцов, а другая половина птенцов из зигот, несущих X- и Y- хромосомы, и превращается в самок.

Если обозначить один набор аутосом буквой *A*, то определение пола у птиц может быть выражено следующей схемой:

Родители

Курица
$2A + X + Y$

Петух
$2A + 2X$

Гаметы

Яйцеклетки
$1A + X$ (50%)
$1A + Y$ (50%)

Сперматозоиды
$1A + X$

Потомство

$1A + X$ (от петуха)
$1A + Y$ (от курицы)
$2A + X + Y$
↓
Курица

$1A + X$ (от петуха)
$1A + X$ (от курицы)
$2A + 2X$
↓
Петух

У млекопитающих, так же как у дрозофил и птиц, тот пол, у которого образуются гаметы разных типов, называется *гетерогаметным*. Противоположный пол, образующий только гаметы, несущие X-хромосомы, называется *гомогаметным*.

У дрозофил и млекопитающих мужской пол является гетерогаметным, а женский — гомогаметным; у птиц, наоборот, мужской пол — гомогаметный, а женский —

* Хромосом у птиц так много, что бывает трудно различить отдельные хромосомы. Возможно, Y-хромосома вообще отсутствует. Тогда в половине яйцеклеток совсем не было бы половой хромосомы и самку нужно было бы обозначать XO, а не XY. В данном случае использовано обозначение XY, поскольку оно более универсально.

гетерогаметный. Сопоставим эти два типа определения пола (табл. 10).

В обоих случаях такой механизм определения пола приводит к появлению одинакового числа самцов и самок. У млекопитающих пол определяется сперматозоидом, у птиц — яйцеклеткой.

ТАБЛИЦА 1

	Млекопитающие	Птицы
Гомогаметный пол (2A+2X)	♀	♂
Гетерогаметный пол (2A+ +X+Y)	♂	♀
Яйцеклетки	Все X	1/2 X, 1/2 Y
Сперматозоиды	1/2 X, 1/2 Y	Все X
Потомство	1/2 XX (♀) 1/2 XY (♂)	1/2 XX (♂) 1/2 XY (♀)

Однако не у всех видов животных пол определяется X- и Y-хромосомами. Некоторые из них, подобно большинству растений, имеют мужские и женские органы в одной и той же особи; к этой группе принадлежат земляные черви и садовые улитки. В таких случаях определение пола совершенно не связано с генотипом.

Определение пола у пчел, ос и муравьев происходит также с помощью хромосомного аппарата, в котором, однако, отсутствует специальная пара половых хромосом. Яйцеклетки у этих видов могут развиваться без оплодотворения, и тогда получаются самцы. Оплодотворенные яйцеклетки развиваются в самок. Таким образом, гаплоидные яйцеклетки развиваются в самцов, а диплоидные зиготы— в самок. Оплодотворение яйцеклеток управляется самкой, которая хранит большое число сперматозоидов, полученных от трутня, в специальном вместилище и произвольно использует их в процессе оплодотворения. Такой механизм определения пола не дает равного числа самцов и самок. Наоборот, возможно любое соотношение — от 100% самцов до 100 % самок. Это выгодно таким насекомым, как медоносные пчелы, для сообщества которых требуются только одна матка, несколько сот трутней и тысячи рабочих пчел. Рабочие пчелы, подобно матке, развиваются из оплодотворенных яйцеклеток и в генетическом отношении являются самками, но остаются недоразвитыми, что определяется кормом, на котором они

выращиваются. Если рой теряет матку, новая матка может быть вскормлена «маточной пищей» из личинки рабочей пчелы.

ВЫВОДЫ

1. У многих видов пол определяется парой хромосом, называемых *половыми хромосомами*. Остальные хромосомы называются *аутосомами*.

2. Особи одного пола имеют две однотипные половые хромосомы, называемые X-хромосомами. Этот пол называется *гомогаметным*, поскольку такие особи образуют только один тип гамет.

3. Особи другого пола имеют две неодинаковые половые хромосомы X и Y. Этот пол называется *гетерогаметным*, так как он образует два типа гамет: одни — несущие X-хромосому, другие — Y-хромосому. Число тех и других гамет одинаково. У некоторых видов Y-хромосома, очевидно, отсутствует, и тогда организмы гетерогаметного пола образуют один тип гамет с X-хромосомой, а другой — вообще без половой хромосомы.

4. У млекопитающих и многих других животных, включая дрозофилу, мужской пол является гетерогаметным, а женский — гомогаметным. Самец имеет генотип XY, а самка — генотип XX.

5. У птиц и некоторых других животных женский пол является гетерогаметным, а мужской — гомогаметным. Самец представлен генотипом XX, самка — генотипом XY (или XO).

6. При оплодотворении формируется примерно одинаковое число зигот как с хромосомами XX, так и с хромосомами XY. Этим объясняется, что у видов с таким способом определения пола новорожденных самцов и самок бывает примерно одинаковое количество.

7. У пчел, ос и муравьев способ определения пола иной. Неоплодотворенные гаплоидные яйцеклетки развиваются в самцов, оплодотворенные диплоидные зиготы— в самок. Это дает возможность получать любые соотношения между численностью самцов и самок.

Задание

В приложении 4 изображена схема семьи, состоящей из двух детей, их родителей, бабушек и дедушек. На схеме X-хромосомы матери отличны от X-хромосомы отца.

Изобразите половые хромосомы лиц старшего поколения и детей. Используйте одинаковую штриховку для всех X-хромосом, имеющих общее происхождение. С помощью этой схемы ответьте на следующие вопросы.

1. Кому передает отец Y-хромосому?
2. Кому он передает X-хромосому?
3. Кому передает мать свои X-хромосомы?
4. От кого мальчик наследует Y-хромосому?
5. От кого он наследует X-хромосому?
6. От кого девочка наследует свои X-хромосомы?
7. От кого из бабушек или дедушек мальчик наследует Y-хромосому?
8. От кого из них он наследует X-хромосому?
9. От кого из них девочка наследует свои X-хромосомы?

XII. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ, У КОШЕК

Черепаховые («трехцветные») кошки имеют смешанную черную и рыжую окраску шерсти. Очень часто у них бывают и белые пятна, но они наследуются независимо от черепаховой окраски, так как определяются другим геном. Трехцветные кошки без белых пятен имеют рыжие полосы или пятна на черном фоне. Все они самки, и в их потомстве одна половина котят мужского пола имеет черную окраску, а другая — рыжую; половина котят женского пола всегда трехцветные, другая половина (в зависимости от окраски отца) — черные или рыжые.

Как объясняется этот необычный тип наследования? Вы, наверное, уже догадались, что это как-то связано с половыми хромосомами. И, действительно, подобный способ передачи признаков называется *наследованием, сцепленным с полом.*

Гены, сцепленные с полом, находятся в X-хромосоме. Они отличаются от генов аутосом тем, что у организмов гетерогаметного пола (XY) они не имеют партнеров; Y-хромосома вообще несет очень мало генов. Организмы гетерогаметного пола не могут поэтому быть гетерозиготными по генам, сцепленным с полом.

Черная и рыжая окраска кошек обусловлена аллелями сцепленного с полом гена. Ни один из них не доминирует над другим, и поэтому в гетерозиготе проявляется и черная, и рыжая окраска, т. е. кошка оказывается трехцветной. Этим объясняется, что все трехцветные кошки являются самками. Поскольку у млекопитающих самец имеет X- и Y-хромосомы, он не может быть гетерозиготным по черной и рыжей окраске.

В записанных в табл. 11 генотипах аллели, определяющие черную и рыжую окраску, обозначены буквами B и b. Y-хромосома не несет аллелей этого гена, поэтому самец имеет только один аллель.

Рис. 27 иллюстрирует наследование черной и рыжей окраски у кошек. Он показывает картину наследования любого гена, сцепленного с полом, в тех случаях, когда мужской пол является гетерогаметным (XY). Правила

ТАБЛИЦА 11

	Самцы		Самки		
Генотипы	*B*	*b*	*BB*	*bb*	*Bb*
Фенотипы	Черные	Рыжие	Черные	Рыжие	Трехцветные

передачи по наследству гена, сцепленного с полом, такие же, как и правила передачи всей X-хромосомы. Вы уже,

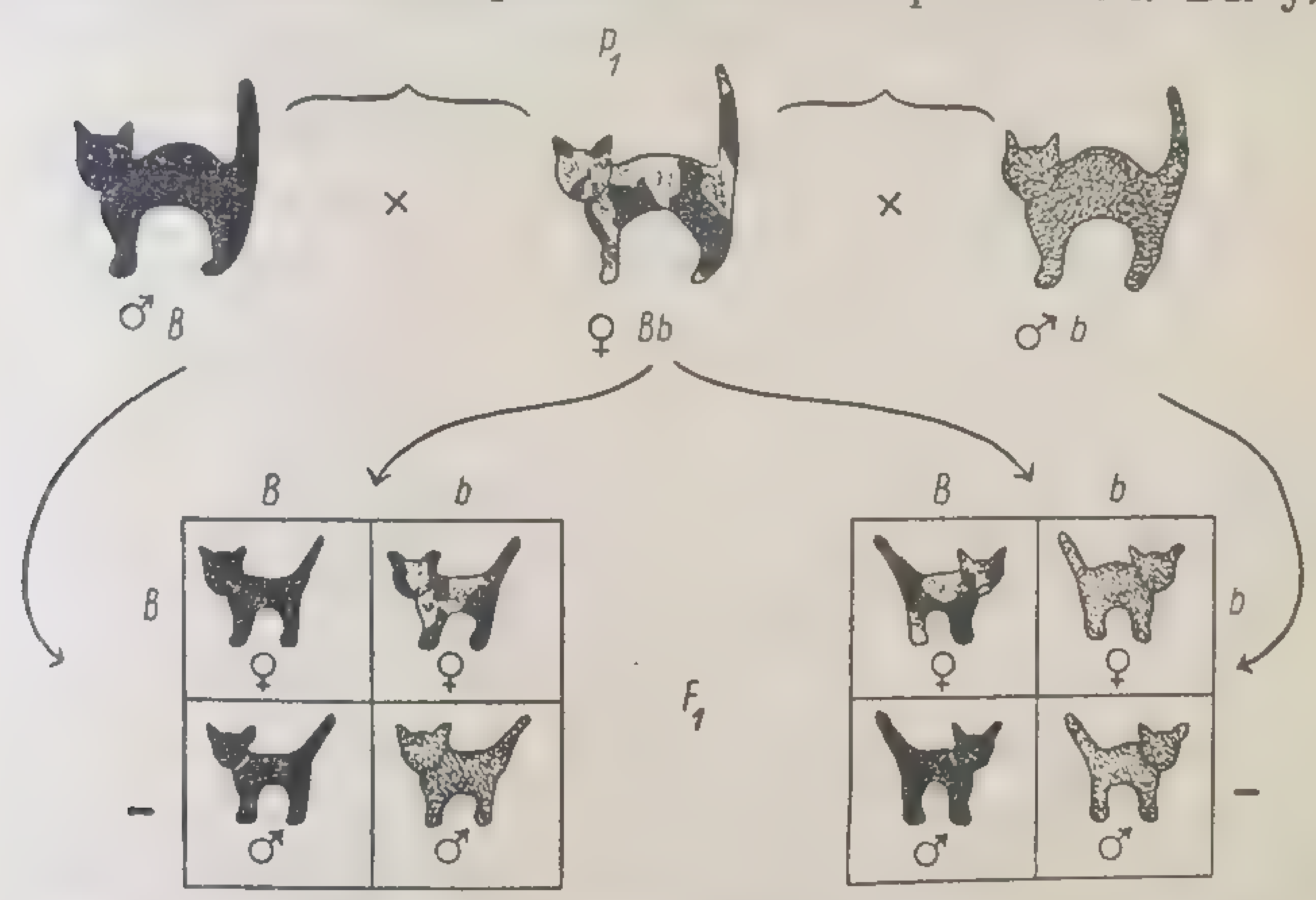


Рис. 27. Наследование черной (*B*) и рыжей (*b*) окраски у кошек.

очевидно, сформулировали эти правила после выполнения заданий к главе XI. Самые важные из них:

1. Все котята мужского пола наследуют ген черной или рыжей окраски от матери и никогда не наследуют его от отца.

Самец наследует все гены, сцепленные с полом, от матери.

2. Котята женского пола наследуют ген черной или рыжей окраски от матери, а партнерный ген — от отца

Самка наследует один ген, сцепленный с полом, от матери, а партнерный ген — от отца.

3. Кот передает ген рыжей и черной окраски своим дочерям и никогда не передает его сыновьям.

Самец передает гены, сцепленные с полом, дочерям.

4. Кошка (♀) передает гены рыжей или черной окраски как сыновьям, так и дочерям.

Самка передает гены, сцепленные с полом, как сыновьям, так и дочерям.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ, У ЧЕЛОВЕКА

Хорошо известен и довольно широко распространен у человека ген, сцепленный с полом, который вызывает так называемую цветовую слепоту (дальтонизм). Дальтоники не отличают красный цвет от зеленого, хотя они сами узнают об этом нередко лишь после специальных обследований. Красный и зеленый свет или окрашенные предметы обычно отличаются не только по цвету, но и по яркости; так, например, водитель, страдающий дальтонизмом, тем не менее различает сигналы светофора.

Ген, вызывающий дальтонизм (*cb*), рецессивен по отношению к своему нормальному аллелю. В табл. 12 записаны возможные генотипы и соответствующие им фенотипы.

ТАБЛИЦА 12

	Самцы		Самки		
Генотипы	+	*cb*	++	*cb*+	*cbcb*
Фенотипы	Нормальные	Дальтоники	Нормальные	Нормальные	Дальтоники

Отсюда следует, что среди представителей каждого пола встречаются только два различных фенотипа: люди с нормальным зрением и дальтоники (ср. с табл. 11 на стр. 81). Понятно, что это обусловлено рецессивностью гена *cb*.

На основании табл. 12 можно сформулировать несколько важных правил наследования рецессивного признака, сцепленного с полом.

1. Все мужчины с нормальным фенотипом имеют одинаковые генотипы, т. е. несут нормальный аллель в своей единственной X-хромосоме.

2. Женщины с нормальным фенотипом могут иметь два различных генотипа: одни гомозиготны по нормальному аллелю, другие — гетерозиготны.

3. Из первых двух правил вытекает третье. Мужчина с нормальным фенотипом не может передавать по наследству рецессивную аномалию, сцепленную с полом, в отличие от женщины, тоже имеющей нормальный фенотип.

Знание этой закономерности не столь важно при таких несерьезных дефектах, как дальтонизм, но очень существенно при тяжелых заболеваниях, обусловленных генами, сцепленными с полом, например при гемофилии (несвертывание крови)

У людей, страдающих гемофилией, отсутствует компонент крови, необходимый для ее быстрого свертывания при ранении. Такие люди теряют необычно большое количество крови даже при легких ранениях, и операции, безвредные для других (например, удаление зуба), для них могут представлять опасность. Здоровые мужчины, в роду которых передается сцепленный с полом ген, вызывающий гемофилию, могут быть уверены, что они не несут этот ген, в то время как у здоровых женщин не может быть такой уверенности. Было бы очень важно уметь выявлять ген, вызывающий гемофилию, у здоровых женщин путем исследования крови, подобно тому как выявляется ген анемии (см. стр. 29). В настоящее время делаются попытки разработать такую методику.

4. У женщин дальтонизм проявляется, если она получила два соответствующих гена, а мужчине достаточно одного такого гена. Этим и объясняется то, что среди мужчин дальтоники встречаются чаще, чем среди женщин.

В качестве примера наследования, сцепленного с полом, рассмотрим два брака: между гетерозиготной женщиной, несущей ген дальтонизма, либо с нормальным мужчиной, либо с мужчиной-дальтоником. Эти браки можно записать так:

$$P_1 ♂+ \times ♀+cb \quad \text{и} \quad ♂cb \times ♀+cb.$$

Данные примеры точно соответствуют скрещиваниям трехцветной кошки, с которыми мы познакомились, рассматривая рис. 27. Если на этом рисунке заменить ген рыжей окраски геном человека *cb*, и ген черной окраски — нормальным аллелем + гена *cb*, то, имея в виду, что ген+

полностью доминирует над геном *cb*, можно установить, какие будут дети от этих браков:

P_1 ♂ + × ♀ + *cb*		♂ *cb* × ♀ + *cb*	
F_1 ♂♂ 1/2 +,	1/2 *cb*	♂♂ 1/2 +,	1/2 *cb*
Нормальные	Дальтоники	Нормальные	Дальтоники
♀♀ 1/2 + *cb*,	1/2 + +	♀♀ 1/2 + *cb*,	1/2 *cbcb*
Нормальные	Нормальные	Нормальные	Дальтоники

Таким образом, именно генотип матери, и только матери определяет генотип сыновей по генам, сцепленным с полом, тогда как генотип дочерей зависит от обоих родителей.

Теперь рассмотрим историю рода, в котором передается ген, вызывающий гемофилию (рис. 28). Обозначим этот ген буквой *h*, а его нормальный аллель — знаком +.

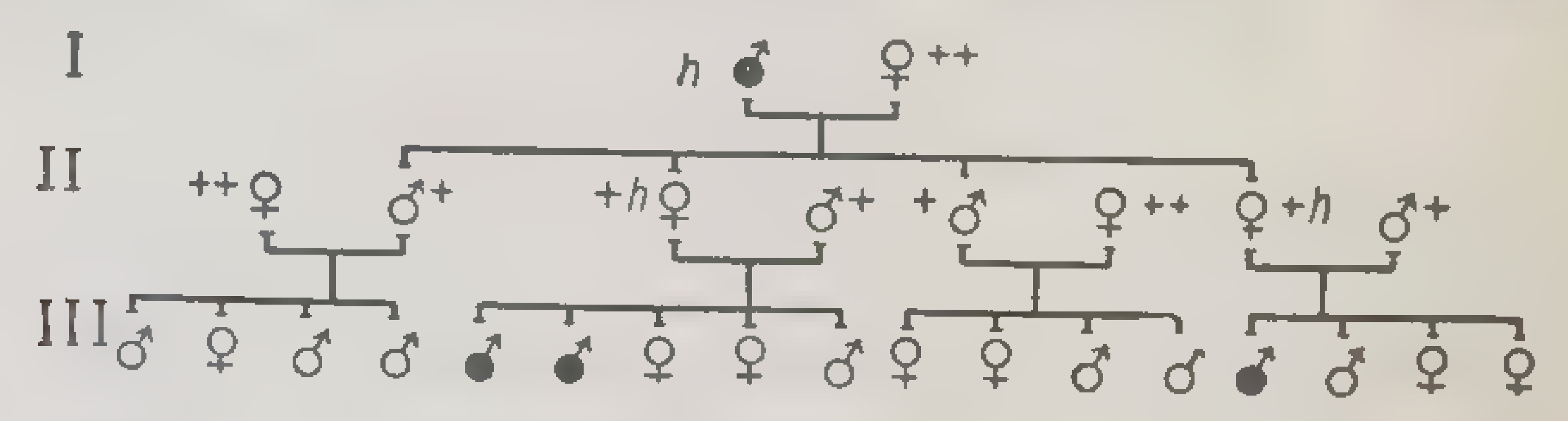


Рис. 28. Родословная, иллюстрирующая наследование гемофилии.

Мужчина, страдающий гемофилией (поколение *I*), женился на здоровой женщине. У них было четверо детей — два мальчика и две девочки. О женщине известно, что она происходит из рода, в котором в течение нескольких поколений не было случаев заболевания гемофилией, поэтому можно считать, что она не несет этого гена. Следовательно, в поколении *I* муж имел генотип *h*, а жена — генотип ++. Оба сына (поколение *II*), естественно, получили Y-хромосому от отца и X-хромосому от матери, поэтому каждый из них имел генотип +. Фактически ген *h* исчез, и, следовательно, среди потомков этих двух братьев (если никто из них не вступит в брак с гетерозиготной женщиной, несущей ген *h*) не будет случаев заболевания гемофилией. Две женщины поколения *II* получили от матери по одной нормальной X-хромосоме, а от отца — по X-хромосоме, несущей ген *h*. Сами женщины фенотипически здоровы, но они гетерозиготны по гену, вызывающему гемофилию. Обе они выходят замуж за

здоровых мужчин. Каждая из них передает половине своих детей (как сыновьям, так и дочерям) нормальную X-хромосому, а остальным детям — X-хромосому, несущую ген *h*. Действительно, трое из ее пяти сыновей страдают гемофилией. Все четыре дочери здоровы, но некоторые из них могут нести ген *h* и, в свою очередь, передавать его детям.

Рассмотренная родословная представляет собой типичный случай наследования рецессивного признака, сцепленного с полом. Вот схема этого типа наследования. Пораженный мужчина имеет нормальную жену. Все его дети и внуки от сыновей оказываются нормальными. Среди его внуков от дочерей часть мальчиков страдает гемофилией, в то время как все девочки здоровы. Однако некоторые из них в дальнейшем могут иметь больных сыновей.

Итак, гемофилия — заболевание, которое передается здоровыми женщинами, но не передается здоровыми мужчинами, в то время как подвержены этому заболеванию только мужчины. Первая часть этого положения справедлива для всех случаев передачи по наследству рецессивных признаков, сцепленных с полом, вторая — только для таких редких и тяжелых заболеваний, как гемофилия, так как женщин, гомозиготных по гену, определяющему этот признак, практически не бывает. При других аномалиях (таких, как дальтонизм) в случае брака между пораженным мужчиной и гетерозиготной женщиной, несущей аномальный ген, могут рождаться пораженные дочери.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ, У ДРОЗОФИЛЫ

X-хромосома у дрозофилы очень крупная и несет много генов, сцепленных с полом. Один из них относится к серии множественных аллелей, определяющих оттенки цвета глаз от темно-красного у мух дикого типа до совершенно белого. Аллель, определяющий белый цвет глаз, является последним в этой серии, т. е. он рецессивен по отношению ко всем остальным аллелям. Аллель дикого типа — первый в этой серии; он доминирует над всеми остальными аллелями.

На рис. 29 показано реципрокное (обратное) скрещивание между красноглазыми и белоглазыми мухами. (Самцов и самок дрозофил можно различить по окраске и фор-

ме брюшка: у самки брюшко заостренное и опоясано черными и желтыми полосками, у самца брюшко тупое, с черным кончиком от слияния черных полосок.) На рис. 29, *а* изображены самец с белыми и самка с красными глазами, а на рис. 29, *б* — самец с красными и самка с белыми глазами. Ген, определяющий белый цвет глаз,

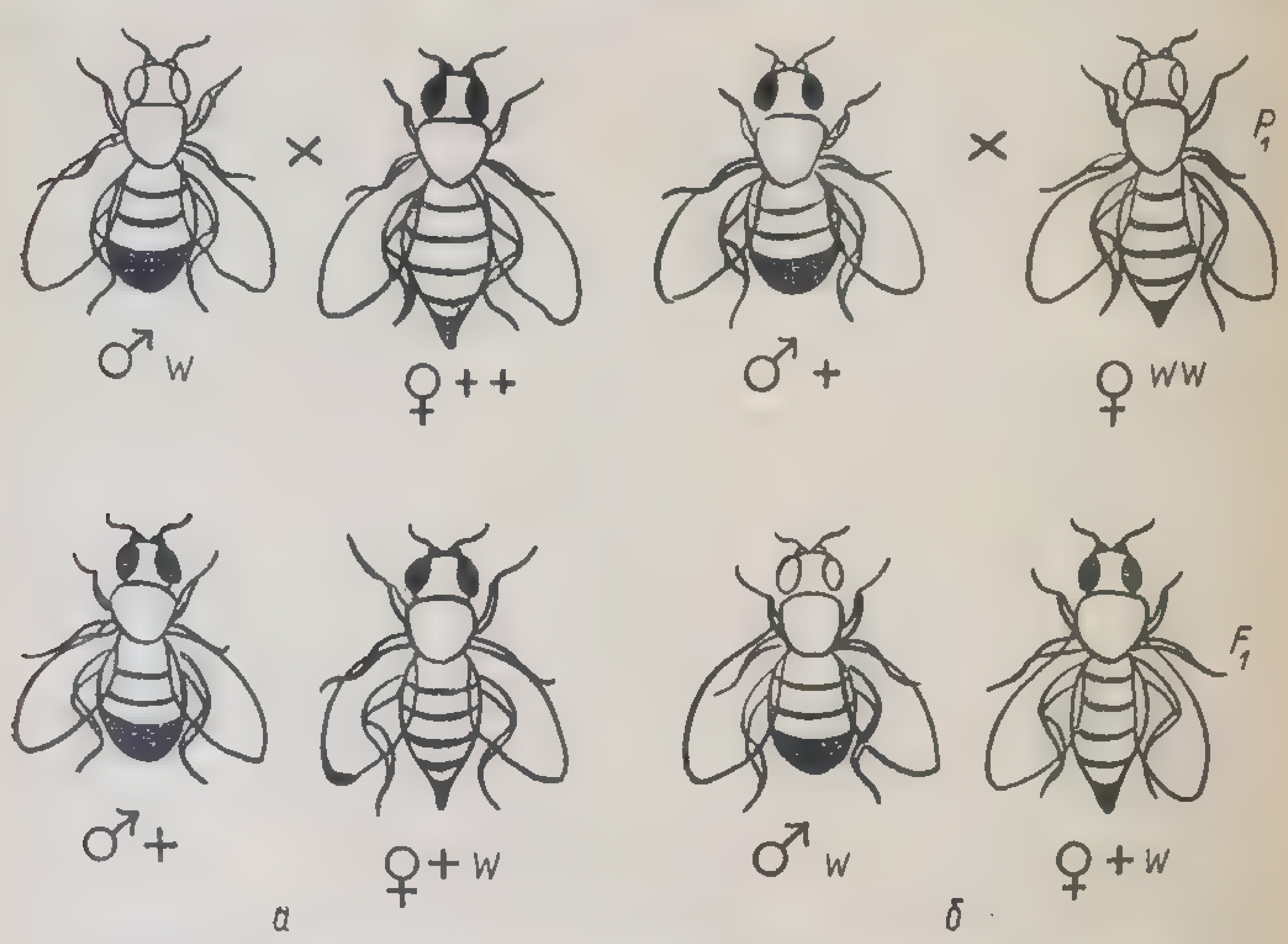


Рис 29. Наследование признака, сцепленного с полом (белые глаза), у дрозофилы:
w—ген, определяющий белый цвет глаз; + — его нормальный аллель.

обозначен буквой *w*, его нормальный аллель, определяющий красные глаза, — знаком +. Поскольку аллель *w* рецессивен по отношению к аллелю +, то красноглазые самки могут иметь или генотип ++, или генотип +*w*. Белоглазые самки всегда имеют генотип *ww*. Самцы могут иметь или генотип +, тогда они красноглазые, или генотип *w*, тогда они белоглазые.

На рис. 29, *а* показано скрещивание белоглазого самца с красноглазой самкой; в результате образуется только красноглазое потомство. Все самки F_1 гетерозиготны (+*w*) и будут иметь в потомстве белоглазых сыновей, независимо от генотипа самца. Это скрещивание соответствует браку между мужчиной, страдающим гемофилией, и здоровой женщиной (см. рис. 28).

На рис. 29, *б* изображено реципрокное скрещивание (красноглазого самца с белоглазой самкой), которое дает иные результаты. F_1 состоит из белоглазых самцов и красноглазых (гетерозиготных) самок. Такое наследование, называемое *наследованием крест-накрест*, бывает при скрещивании самки, гомозиготной по рецессивному гену, сцепленному с полом, с самцом, несущим доминантный аллель этого гена.

Различие в наследовании при реципрокных скрещиваниях характерно для признаков, сцепленных с полом. Такие различия полностью отсутствуют в случаях, если признаки определяются генами, находящимися в аутосомах. Вы, наверное, помните, что в скрещиваниях, проводимых Менделем, не имело значения, какое растение давало пыльцу, а какое — семяпочки.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ, У ПТИЦ

У птиц, в отличие от млекопитающих, гетерогаметным является женский пол (XY). Поэтому все правила наследования признаков, сцепленных с полом, для самцов и самок млекопитающих у птиц, наоборот, относятся соответственно к самкам и самцам. Так, курица не может быть гетерозиготной по гену, сцепленному с полом Она наследует все гены, сцепленные с полом, от отца и передает их только своим сыновьям. Петух, наоборот, может быть гетерозиготным по генам, сцепленным с полом; он получает эти гены от обоих родителей и передает их как сыновьям, так и дочерям.

Для получения наследования крест-накрест у птиц самца, гомозиготного по рецессивному гену, сцепленному с полом, скрещивают с самкой, несущей доминантный аллель этого гена. Хорошим примером является скрещивание между петухом, имеющим сплошную окраску, и «полосатой» курицей (с белыми полосами). Ген, определяющий белые полосы, сцеплен с полом, он доминантен. Обозначив его буквой *B*, запишем это скрещивание:

P_1	♂++	×	♀B
	Сплошная окраска		Полосатая окраска
F_1	♂♂B+		♀♀+
	Полосатая окраска		Сплошная окраска

Наследование крест-накрест признаков оперения используется на птицеводческих фермах, так как оно позволяет легко определять пол вылупившихся цыплят по их пуховому оперению.

ВЫВОДЫ

1. Гены, находящиеся в X-хромосоме, называются сцепленными с полом. У них нет партнерных генов в Y-хромосоме.

2. Наследование признаков, сцепленных с полом, у видов (таких, как дрозофила и млекопитающие), мужской пол которых является гетерогаметным (XY), подчиняется следующим правилам.

Самцы не могут быть гетерозиготными по генам, сцепленным с полом. Любой ген, доминантный или рецессивный, всегда проявляет свое действие у самцов. В тех случаях, когда из поколения в поколение передается рецессивная аномалия, сцепленная с полом, нормальные самцы не несут этого гена и, естественно, не могут его передавать следующим поколениям.

Самки могут быть гомозиготными или гетерозиготными по генам, сцепленным с полом. При наследовании рецессивной аномалии, сцепленной с полом, фенотипически нормальные самки могут передавать аномальный ген своему потомству. Самец наследует гены, сцепленные с полом, от матери и передает их своим дочерям. Самка наследует гены, сцепленные с полом, от обоих родителей и передает их как сыновьям, так и дочерям.

У видов, подобных птицам, женский пол которых гетерогаметен, приведенные выше правила наследования для самцов справедливы для самок, и, наоборот, правила наследования для самок справедливы для самцов.

Задание

1. Каких детей можно ждать от брака: а) между нормальным мужчиной и женщиной, страдающей дальтонизмом; б) между мужчиной и женщиной, каждый из которых страдает дальтонизмом, и в) между мужчиной, страдающим дальтонизмом, и нормальной женщиной, отец которой был дальтоником?

2. У некоторых пород домашней птицы серебристое (белое) и золотистое (коричневое) оперение определяется парой генов, сцепленных с полом. Ген серебристого оперения (*S*) доминирует над геном золотистого оперения (*s*). Как нужно проводить скрещивание, чтобы можно было определять пол вылупившихся цыплят по их пуховому оперению?

XIII. ВТОРОЙ ЗАКОН МЕНДЕЛЯ— ЗАКОН НЕЗАВИСИМОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

В последних главах мы пошли дальше Менделя, который ничего не знал о половых хромосомах и о наследовании, сцепленном с полом. Однако мы не рассмотрели целый раздел его работы, и теперь должны вернуться к нему.

Вы помните, что Мендель изучал наследование различных признаков у гороха. Скрещивая растения, различающиеся по одному признаку, он установил закон расщепления. После этого Мендель продолжал скрещивать между собой растения, различающиеся уже большим числом признаков: например, растения с гладкими желтыми горошинами и растения с морщинистыми зелеными горошинами. Мы уже знаем, что в результате таких скрещиваний должны появиться растения с гладкими горошинами, поскольку гладкая форма доминирует над морщинистой. Эти гладкие горошины оказались желтыми, что говорит о доминировании желтой окраски над зеленой. Растения F_1, выросшие из таких горошин, образовали 556 горошин F_2, которые можно классифицировать следующим образом:

Общее число	Гладкие желтые	Морщинистые желтые	Гладкие зеленые	Морщинистые зеленые
556	315	101	108	32

Всего было 423 гладких горошин (315 + 108) и 133 морщинистых горошин (101 + 32). Отношение этих чисел хорошо совпадает с ожидаемым (3 : 1) в соответствии с первым законом Менделя. Общее число желтых горошин составляло 416 (315 + 101), а зеленых — 140 (108+ +32). Их отношение также вполне соответствует ожидаемому (3 : 1) и показывает, что гены желтой и зеленой окраски являются аллельными, поскольку они подчиняются первому закону Менделя.

Этот эксперимент подтвердил ранее обнаруженную Менделем закономерность и позволил ему установить второй основной закон наследования.

В дальнейшем было показано, что этот закон просто описывал поведение пар хромосом в мейозе. Поражает, что такое описание было сделано человеком, который ничего не знал о существовании ядер и тем более хромосом. Нам же проще вывести второй закон Менделя на основании поведения хромосом.

На рис. 30 показано редукционное деление в организме, клетки которого несут одну пару длинных и одну

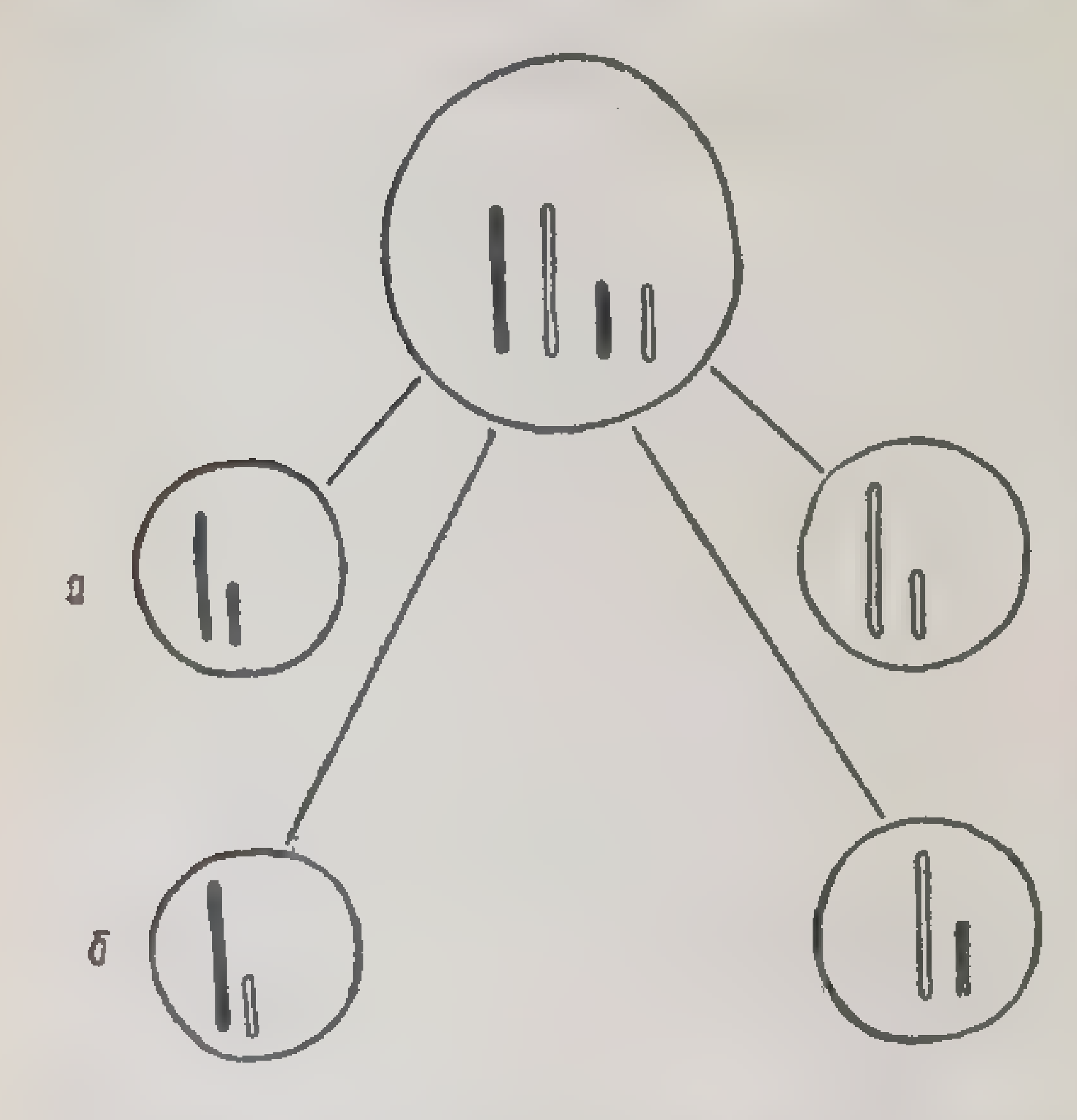


Рис. 30. Редукционное деление у организма с одной парой коротких и одной парой длинных хромосом. Черная хромосома каждой пары получена от отца, белая от матери. После деления каждая новая клетка имеет две черные или две белые хромосомы (*а*); б) или две новые клетки имеют по одной черной и одной белой хромосоме. Оба распределения хромосом равновероятны.

пару коротких хромосом. Допустим, что хромосомы каждой пары, окрашенные в черный цвет, получены от отца, а белые — от матери. При редукционном делении хромосомы каждой пары расходятся в разные клетки. Как видно из рисунка, это может происходить двумя путями: или в одну клетку попадают две черные хромосомы, а в другую — две белые, или каждая клетка получает по одной черной и одной белой хромосоме.

Второй закон Менделя устанавливает, что эти два распределения хромосом равновероятны, т. е. при формировании гамет одна половина из них получит две черные или две белые хромосомы, а другая — по одной черной и одной белой хромосоме. Это опять же статистический закон. Насколько точно он выполняется, зависит от числа рассматриваемых гамет. Например, если мы имеем дело с десятью гаметами, то вполне может оказаться, что шесть из них будут иметь две черные или две белые хромосомы, а остальные четыре — по одной белой и одной черной. Однако при 10 000 гамет практически



невероятно, чтобы они состояли из 6000 гамет с хромосомами только черного или только белого цвета и 4000 гамет с одной черной и одной белой хромосомой.

Иначе говоря, хромосомы, полученные от отца (или от матери), не имеют тенденции оставаться вместе при формировании гамет. Каждая пара хромосом *расщепляется*, т. е. хромосомы *распределяются*, совершенно независимо от всех остальных пар. Это основное положение

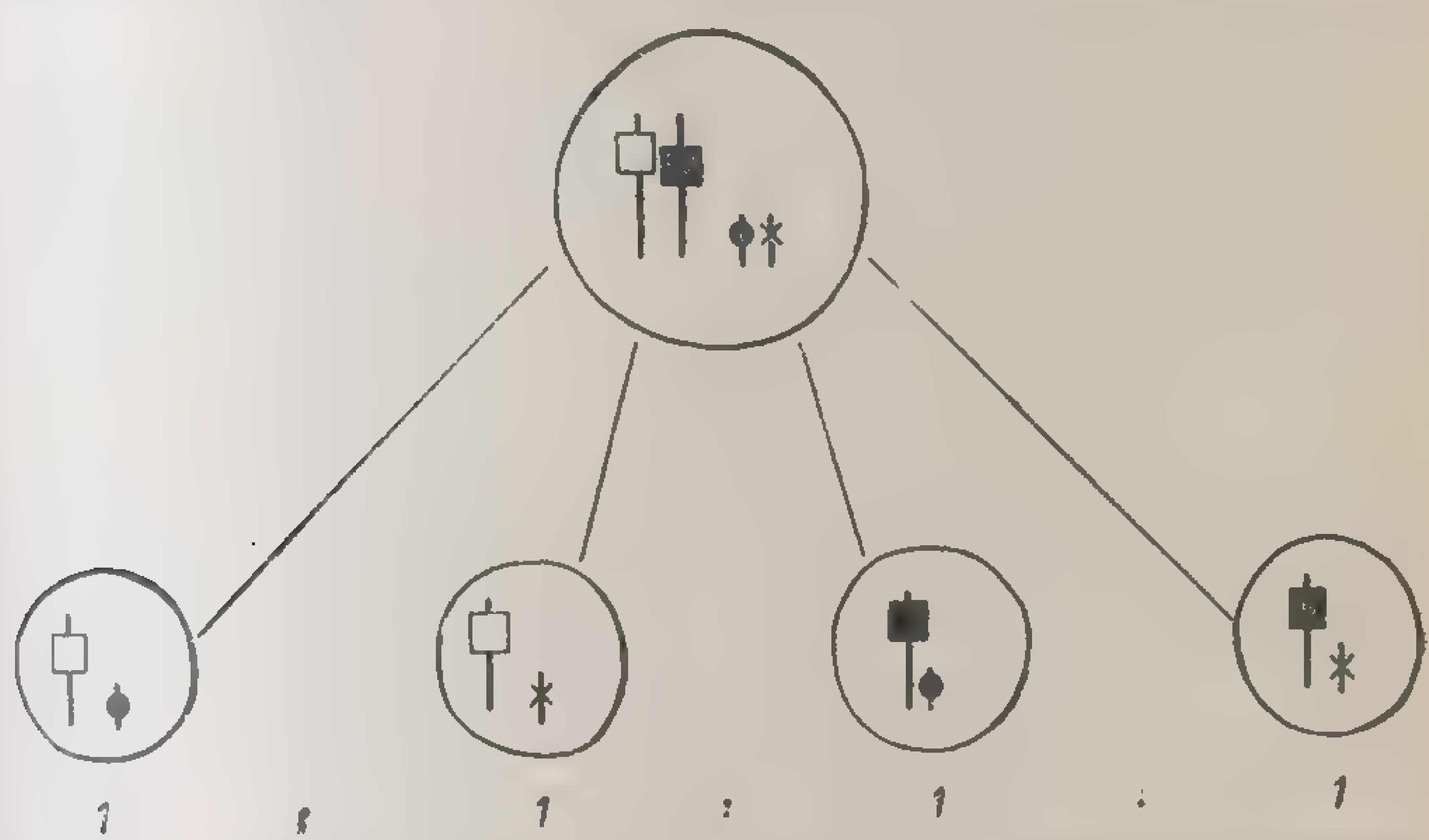


Рис. 31. Свободное сочетание двух пар несцепленных генов у гороха:

■—ген, определяющий красную окраску цветков; □—его аллель, определяющий белую окраску цветков; X—ген, определяющий ребристую форму бобов; ●—его аллель, определяющий гладкую форму бобов.

второго закона Менделя — *закона независимого распределения.*

Допустим, что хромосомы, изображенные на рис. 30, являются хромосомами гороха и что они несут две пары генов, которые рассматривал Мендель (рис. 31). Одна из этих пар генов, находящихся в длинных хромосомах, определяет белую или красную окраску цветков Другая пара генов, расположенных в коротких хромосомах, вызывает образование или гладких, как у большинства разновидностей гороха, или ребристых бобов, характерных для некоторых разновидностей сахарного гороха (рис. 32).

Как показано на рис 31, растение, гетерозиготное по обеим парам генов (двойная гетерозигота), образует одинаковое число гамет четырех типов. Эти типы

гамет соответствуют четырем возможным комбинациям аллелей двух пар генов, определяющих окраску цветков и форму бобов: белый и гладкий, белый и ребристый, красный и гладкий, красный и ребристый. Второй закон Менделя называется также *законом свободного сочетания*, так как независимое распределение хромосом разных пар приводит к случайным комбинациям генов, которые находятся в этих хромосомах. Ясно, что этот закон распространяется только на гены, находящиеся в разных парах хромосом. Гены одной и той же пары хромосом называются *сцепленными*, а гены разных пар — *несцепленными*.

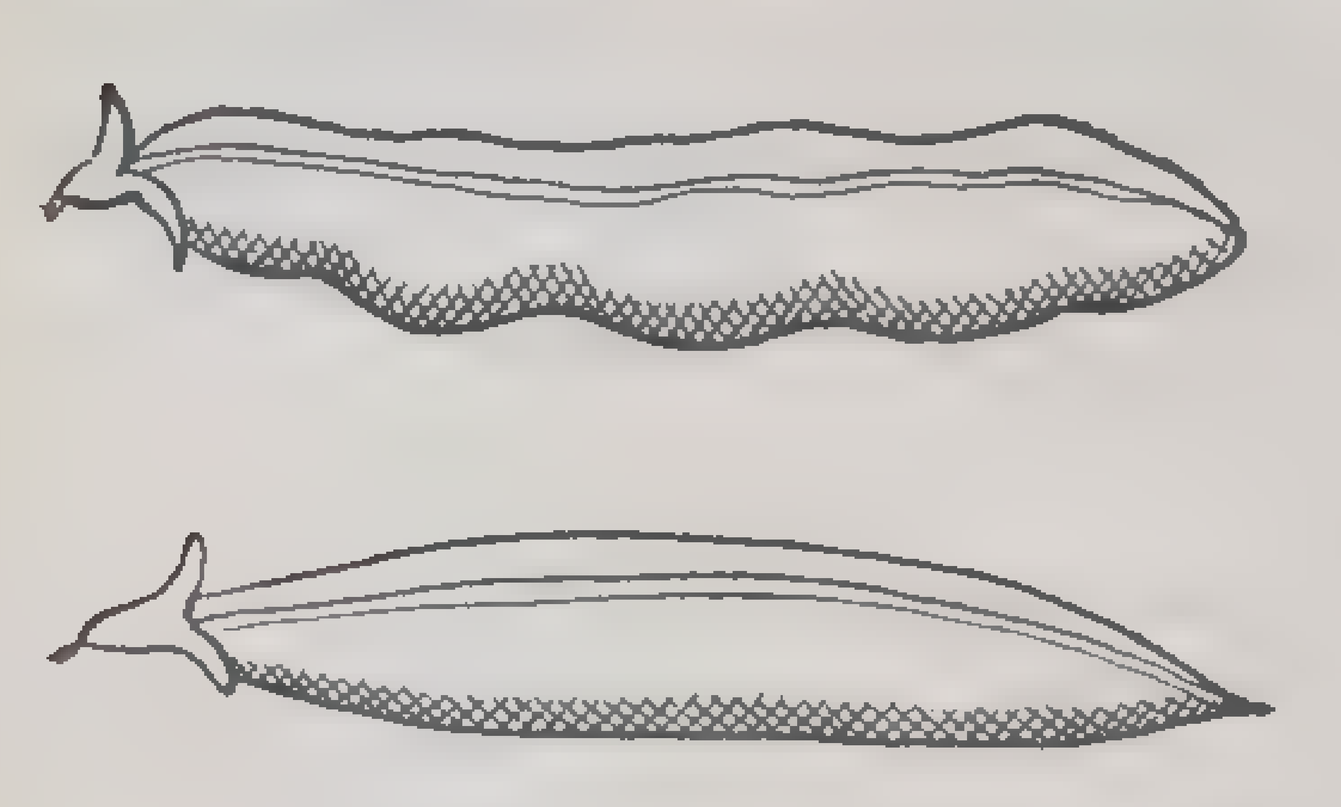


Рис. 32. Бобы гороха — ребристый и гладкий

Несцепленные гены подчиняются закону независимого распределения (закон свободного сочетания). Мы еще вернемся к вопросу о сцепленных генах в главе XVII.

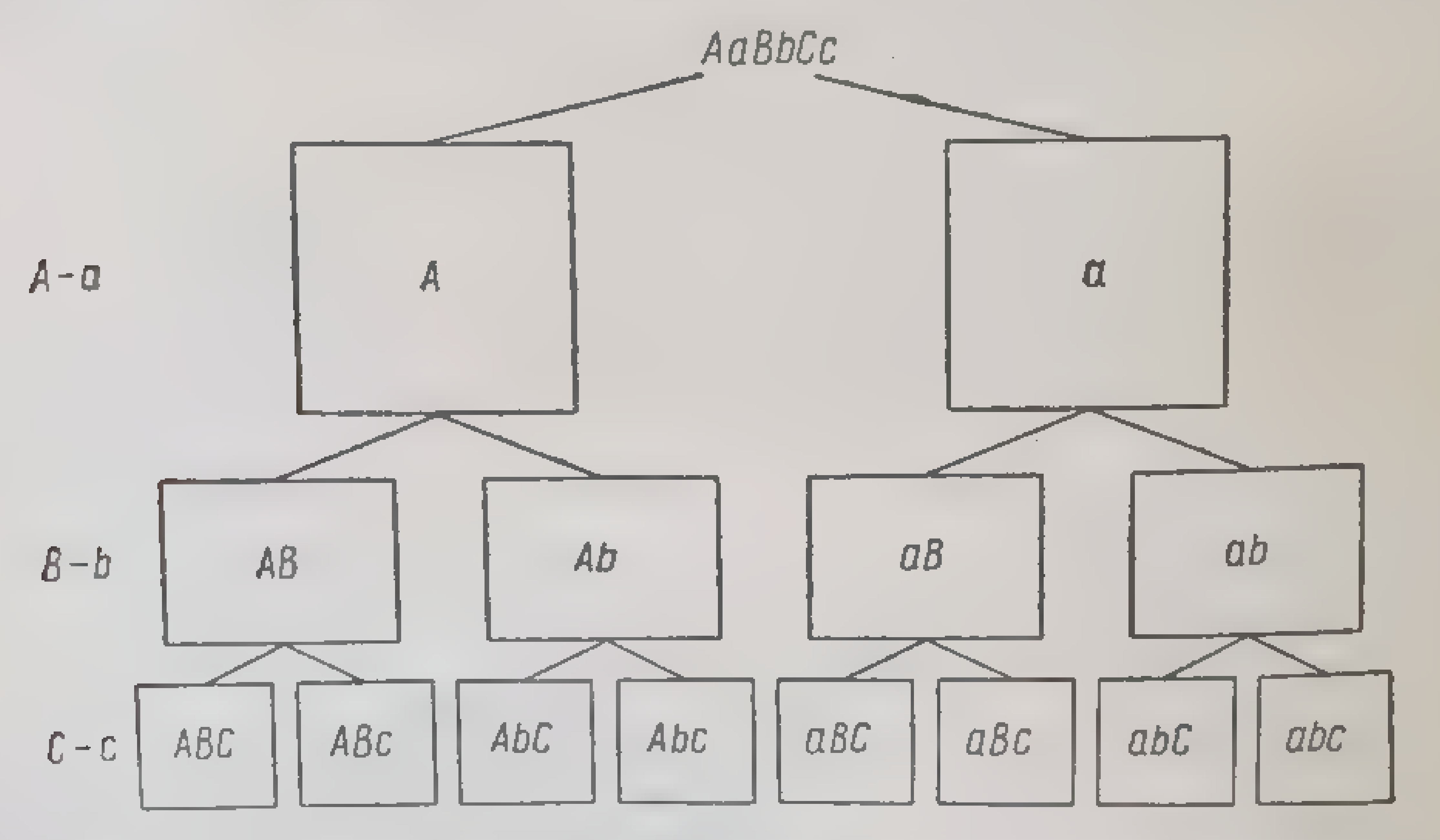


Рис 33. Схема, иллюстрирующая независимое распределение трех пар генов.

Рис. 33 иллюстрирует независимое распределение трех пар несцепленных генов. Гетерозигота *AaBbCc* образует восемь типов гамет, изображенных в нижнем ряду схемы. Формирование гамет показано тремя ступенями, каждая из которых соответствует расщеплению по одной

паре аллелей. Это можно было сделать, потому что второй закон Менделя устанавливает независимость распределения аллелей несцепленных генов, хотя в действительности, конечно, эти три расщепления происходят одновременно.

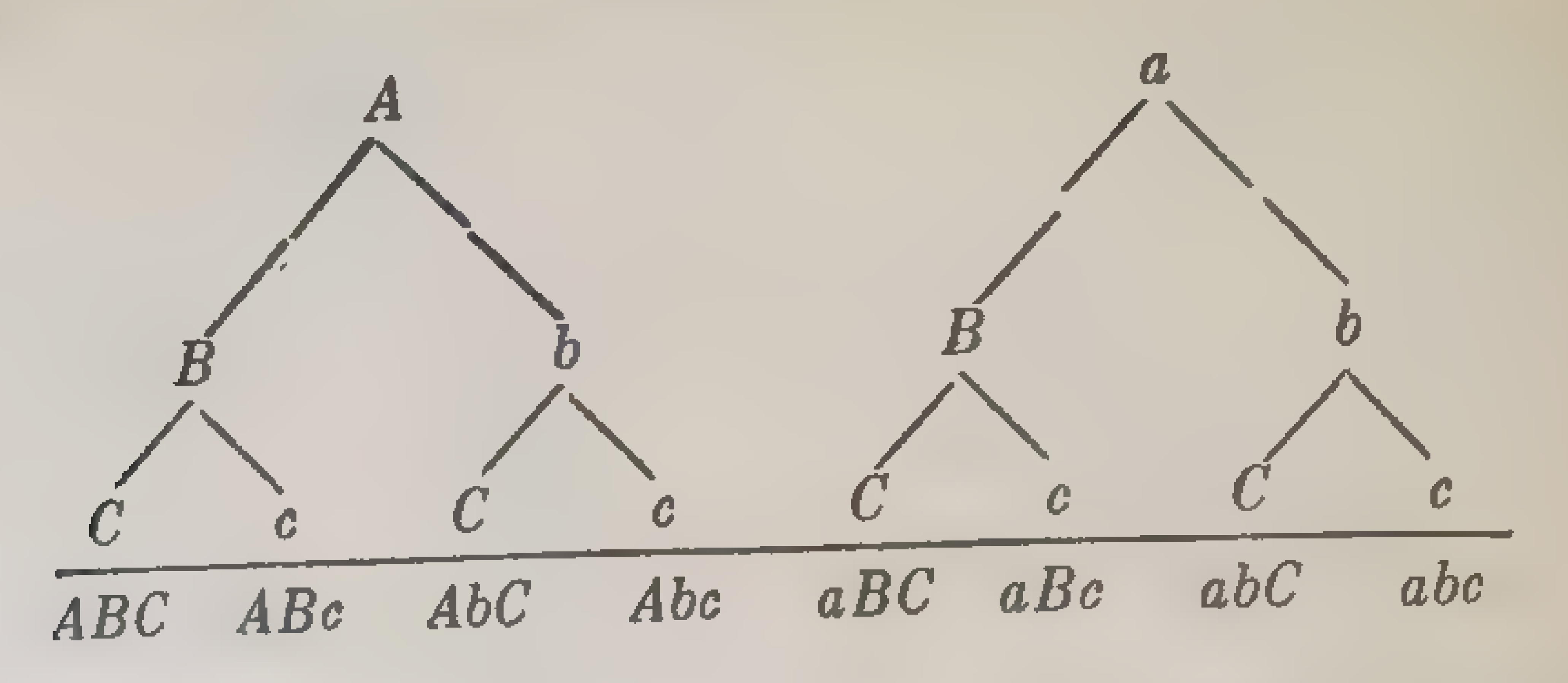
Первая ступень — расщепление по аллелям A **и** a. Одна половина всех гамет несет аллель A, другая — аллель a. Разделим условно все гаметы на две равные части, одна из которых представлена гаметами A, а другая — гаметами a. Эти части изображены на рисунке двумя квадратами одинаковых размеров.

Вторая ступень — расщепление по аллелям B **и** b. Одна половина всех гамет несет аллель B, другая — аллель b. Несет ли гамета аллель B или b, не зависит от того, какой аллель в ней присутствует (A или a). Поэтому квадрат A можно разделить на две равные части, добавив ко всем гаметам одной части аллель B, а к гаметам другой — аллель b. Проделав то же самое с квадратом a, получим во втором ряду четыре типа гамет. Вы хорошо видите, что они соответствуют типам гамет (см. рис. 31), образуемых двойными гетерозиготами (растениями F_1).

Третья ступень — расщепление по аллелям C **и** c. Одна половина всех гамет несет аллель C, а другая — аллель c. Несет ли гамета аллель C или c, также не зависит от того, какие аллели других пар генов присутствуют в этой гамете. Поэтому каждый из четырех квадратов второго ряда, в свою очередь, можно разделить на две равные части, добавив ко всем гаметам одной части аллель C, а к гаметам другой — аллель c. Это дает восемь типов гамет, которые в действительности и формируются тройной гетерозиготной

Если бы организмы были гетерозиготными еще по одной паре генов (Dd), то каждый из восьми квадратов нижнего ряда (см. рис. 33) нужно было бы разделить еще раз, после чего получилось бы 16 квадратов. Но если был бы генотип организма $AaBbCcddEE$, то нужно было просто добавить аллели d и E к каждому из восьми квадратов нижнего ряда. Окончательное число квадратов при этом осталось бы тем же самым. Вообще же можно сказать, что число типов гамет удваивается при добавлении к рассматриваемому генотипу еще одного гена, по которому данный организм гетерозиготен, и остается без изменений при добавлении гена, по которому организм гомозиготен.

Схема, изображенная на рис. 33, обычно записывается проще:



При рассмотрении более трех пар генов такая запись становится громоздкой и требует много места. В этих случаях целесообразнее использовать другой прием, с которым лучше познакомиться на примере.

Предположим, что мы хотим узнать, какие типы гамет формируются организмом с генотипом *AabbCcDdeeFf* (все пары генов несцепленные).

Ответ даст табл. 13, в которой каждая группа букв по горизонтали представляет один тип гамет.

ТАБЛИЦА 13

Ступени						Ступени					
1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
A	b	C	D	[illegible]	F	a	b	C	D	e	F
A	b	C	D	e	f	a	b	C	D	e	f
A	b	C	d	e	F	a	b	C	d	e	F
A	b	C	d	e	f	a	b	C	d	e	f
A	b	c	D	e	F	a	b	c	D	e	F
A	b	c	D	e	f	a	b	c	D	e	f
A	b	c	d	e	F	a	b	c	d	e	F
A	b	c	d	e	f	a	b	c	d	e	f

А теперь посмотрим, как составлялась эта таблица. Сначала ответим на вопрос: сколько всего различных типов гамет у рассматриваемого организма? Это легко вычислить. Имеется четыре пары генов, по которым данный организм гетерозиготен; поскольку каждая такая пара удваивает число типов гамет, окончательное их число равно $2 \times 2 \times 2 \times 2 = 16$.

Теперь мы должны определить типы гамет. Для этого мы должны взять последовательно пары аллелей, как и при составлении схемы на рис. 33. Однако в этом случае

нам уже известно, что мы получим 16 различных типов гамет.

Первая ступень. Одна половина гамет несет аллель *A*, а другая — аллель *a*. Поскольку всего должно быть 16 типов гамет, то 8 из них будут иметь аллель *A*, а остальные 8 — аллель *a*. Запишем эти аллели в две колонки, оставив достаточно места для других букв. Теперь нам известны два типа гамет.

Вторая ступень. Все гаметы несут ген *b*. Запишем его в следующую колонку рядом с каждой буквой *A* или *a*. Мы все еще имеем два типа гамет.

Третья ступень. Одна половина гамет несет аллель *C*, а другая — аллель *c*. Получит ли гамета аллель *C* или *c*, не зависит от того, имеет она уже аллель *A* или аллель *a*. Поэтому добавим аллель *C* к верхним четырем гаметам, содержащим *A* и *a*, и аллель *c* — к четырем нижним гаметам, также содержащим *A* и *a*. Теперь мы имеем четыре типа гамет.

Четвертая ступень. Одна половина гамет несет аллель *D*, а другая — аллель *d*. Получит ли гамета аллель *D* или аллель *d*, не зависит от других несцепленных генов, которые несет эта гамета. Поэтому запишем аллели *D* и *d* чередующимися парами в обе колонки. Это дает нам 8 типов гамет.

Пятая ступень. Все гаметы несут ген *e*. Добавляем *e* к каждой гамете. При этом у нас все еще остается 8 типов гамет.

Шестая ступень. Одна половина гамет несет аллель *F*, а другая — аллель *f*. Получит ли гамета аллель *F* или аллель *f*, не зависит от других генов, которые несет эта гамета. Поэтому запишем *F* и *f* поочередно в обе колонки. Итак, мы имеем полный набор из 16 типов гамет.

Теперь можно быть уверенным, что каждая из этих гамет имеет по одному, и только по одному, гену любой аллельной пары и нет двух гамет, которые имели бы одинаковый набор генов.

Существуют и другие приемы расположения букв при определении типов гамет, но изложенный здесь, пожалуй, наиболее простой.

ВЫВОДЫ

1. Гены различных пар хромосом называются *несцепленными*. Второй закон Менделя справедлив только для несцепленных генов. Он устанавливает, что при ре-

дукционном делении такие гены расщепляются, или *распределяются*, независимо. Поэтому второй закон называется *законом независимого распределения*.

2. Если организм гетерозиготен по двум или большему числу пар несцепленных генов, то его гаметы несут все возможные комбинации этих генов. Поэтому второй закон Менделя называют также *законом свободных сочетаний*.

3. Основой второго закона Менделя является поведение хромосом при редукционном делении. Каждая пара хромосом расщепляется независимо от других пар, и организм, получивший хромосомы от обоих родителей, имеет в своих гаметах все возможные комбинации этих хромосом.

4. Число типов гамет удваивается с добавлением к рассматриваемому генотипу любого несцепленного гена, по которому данный организм гетерозиготен. Гены, по которым организм гомозиготен, не изменяют числа типов гамет.

Задание

1. Сколько типов гамет образует организм, гетерозиготный а) по одному, б) по двум, в) по трем, г) по пяти, д) по восьми, е) по десяти и ж) по *n* несцепленным генам?

2. У мыши следующие пары генов являются несцепленными. (В колонке справа перечислены нормальные аллели, называемые также аллелями дикого типа):

c — альбинизма	*C* — окраски дикого типа
R — королевской шерсти*	*r* — гладкой шерсти
s — короткого уха	*S* — длинного уха
w — волнистых волос	*W* — прямых волос
K — скрученного хвоста	*k* — прямого хвоста

Какие типы гамет образуются у мышей, имеющих следующие генотипы**:

а) *cc Rr ss Ww kk*;
б) *Cc rr Ss ww Kk*;
в) *CC rr ss WW kk*;
г) *cc rr SS ww Kk*;
д) *Cc Rr Ss Ww Kk*;
е) *Cc RR Ss Ww Kk*;
ж) *cc Rr ss WW kk*?

---

* Так называемую королевскую шерсть Rex образуют волнистые волосы у мышат и прямые густые волосы у взрослых мышей.

** Я выбрала самые простые обозначения генов мыши. Некоторые из них отличаются от обозначений, принятых генетиками.

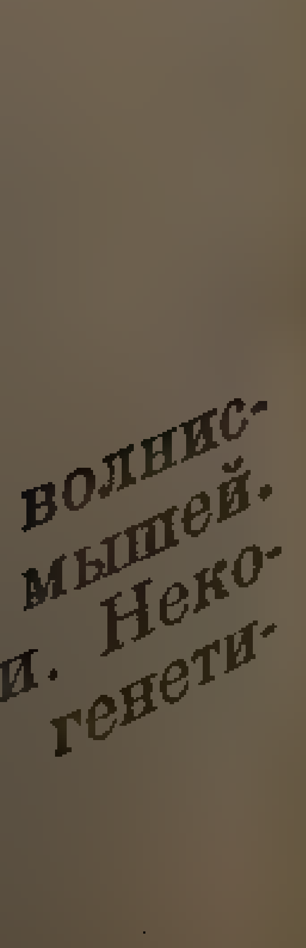


Фото I. Грегор Мендель.

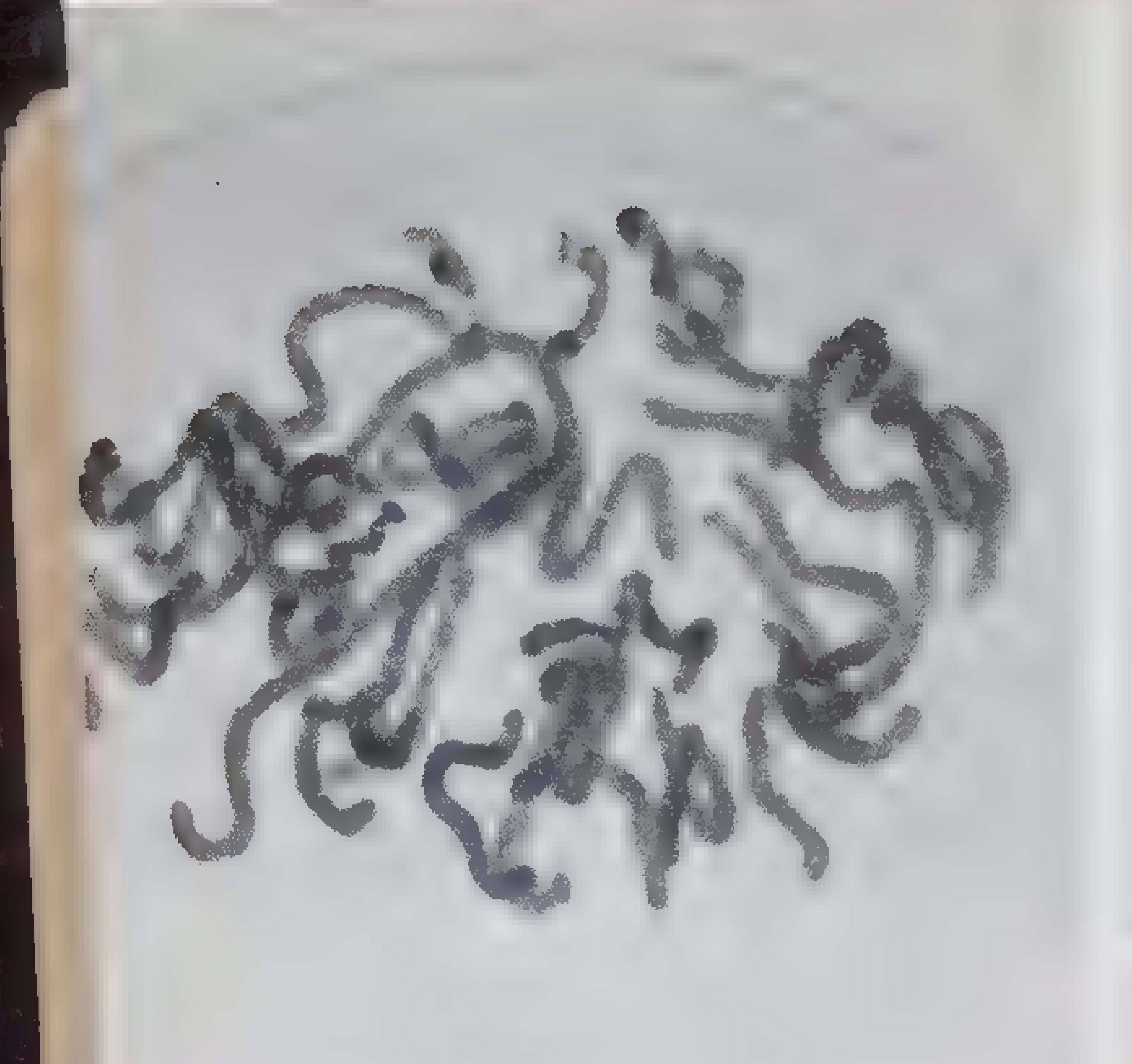


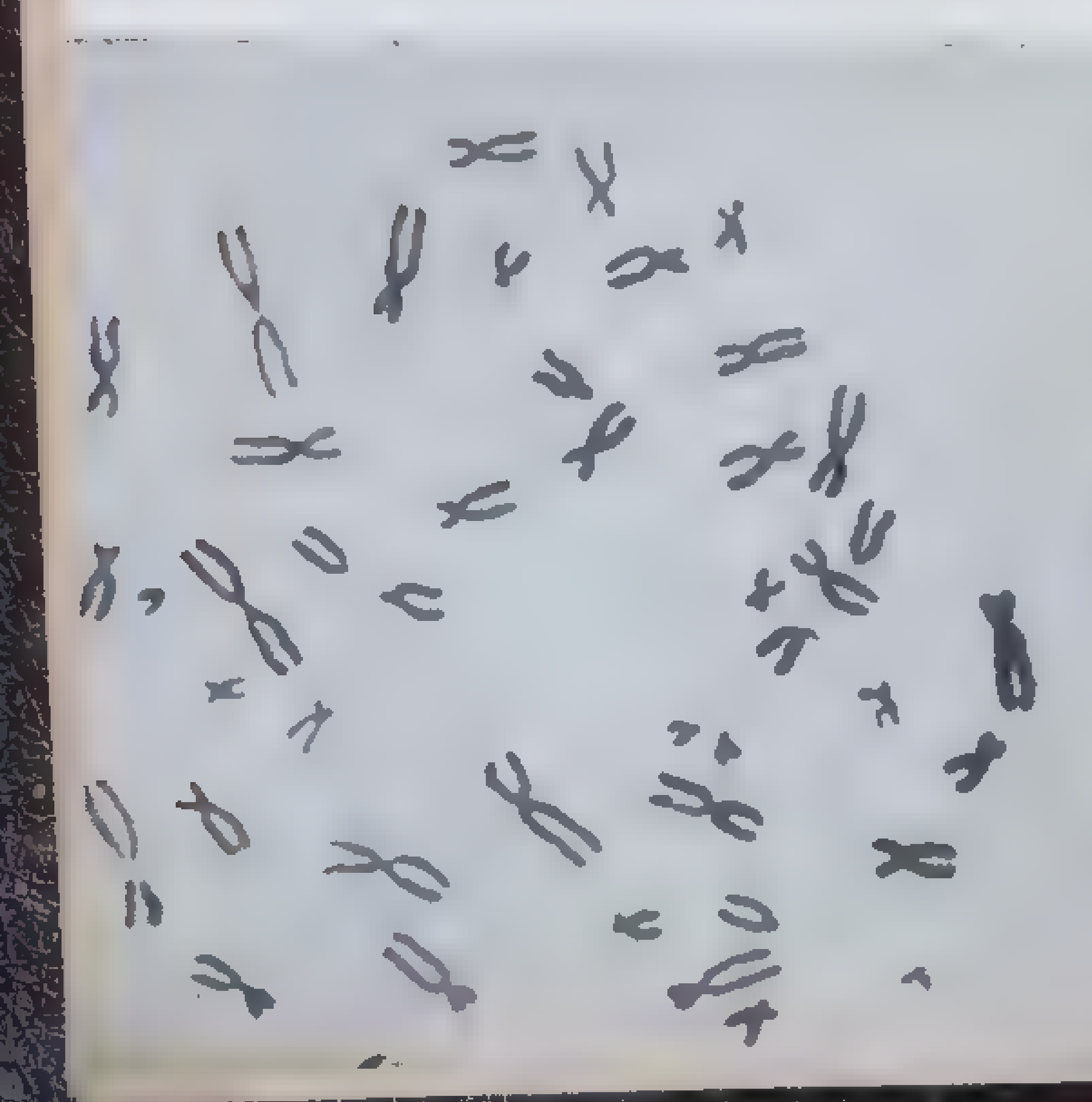
Фото II. Хромосомы при митотическом делении клетки лилии (× 1000).



Фото III. Хромосомы клетки лилии в конце митоза (× 1200).

Фото IV. Хромосомы белой кровяной клетки женщины (× 1500).

Фото V. Те же хромосомы, что и на фото IV, расположенные парами (× 1500).



XIV. ОТНОШЕНИЕ 9:3:3:1. ОТНОШЕНИЕ 1:1:1:1

Теперь мы знаем все необходимое, чтобы понять результаты скрещиваний между организмами, различающимися более чем по одному менделевскому признаку. (Под менделевским признаком подразумевается признак, определяемый аллелями одного гена.) Сформулируем еще раз правила, которые необходимо помнить.

1. В формулах генотипов родителей каждый признак должен быть обозначен парой генетических символов. (В качестве генетического символа используют букву или знак +.) Например, скрещивание мыши альбиноса (♀*cc*) с самцом, имеющим волнистую шерсть (♂ *ww*), можно записать следующим образом:

♀ *ccWW* × ♂ *CCww*.

Это скрещивание нельзя записывать как ♀*cc* × ♂ *ww*, поскольку такая форма записи часто приводит к ошибкам.

2. Каждая гамета несет по одному аллелю каждой пары генов. При скрещивании организмов с признаками, определяемыми шестью парами генов, каждая гамета несет шесть генов. Исключение составляют гены, сцепленные с полом, которые не имеют аллелей у организмов гетерогаметного пола. Например, все сперматозоиды, которые образует мышь-альбинос с волнистой шерстью (*cc ww*), имеют генотип *cw*. Наоборот, голубоглазый мужчина, страдающий дальтонизмом (*bb cb*), образует два типа гамет: сперматозоиды с X-хромосомой имеют генотип *b cb*, и сперматозоиды с Y-хромосомой — генотип *b*.

3. Если ген представлен парой одинаковых аллелей, то этот аллель находится во всех гаметах. Если ген представлен парой разных аллелей, то половина гамет несет один аллель, и половина — другой (первый закон Менделя).

4. Если несколько пар генов представлены разными аллелями, то гаметы, имеющие все возможные комбинации аллелей, будут встречаться с равной частотой (второй закон Менделя).

Пользуясь этими правилами, можно предсказать результаты скрещивания между организмами с признаками, определяемыми двумя парами аллелей, например между красноцветковыми растениями гороха с ребристыми бобами и белоцветковыми растениями с гладкими бобами (рис. 34). Аллели, определяющие красную и белую окраску цветков, обозначены соответственно буквами *R* и *r*, а аллели, определяющие гладкую и ребристую форму бобов, — буквами *P* и *p*. Красная окраска цветков доминирует над белой, а гладкая форма бобов — над ребристой.

Родительские растения гомозиготны по обеим парам генов, и поэтому каждое из них образует только один тип гамет. Растения F_1 являются гетерозиготными по обеим парам генов и образуют четыре типа гамет — те самые четыре типа, которые были изображены на рис. 31. Поскольку как мужские, так и женские гаметы представлены этими четырьмя типами, решетка, характеризующая растения F_2, состоит из шестнадцати (4×4) квадратов.

Вы видите в некоторых квадратах решетки растения с одинаковыми фенотипами, которые суммированы в нижней части рисунка. Нетрудно заметить, что в F_2 помимо красноцветковых растений с ребристыми бобами и белоцветковых с гладкими бобами имеются два новых типа: красноцветковые растения с гладкими бобами и белоцветковые с ребристыми бобами. Эти четыре фенотипа растений F_2 представляют все возможные сочетания двух пар признаков. Таким образом, свободное сочетание несцепленных генов приводит не только к образованию всех возможных сочетаний этих генов в гаметах, но и к появлению всех возможных сочетаний соответствующих признаков в фенотипах. Однако есть одно существенное различие: в гаметах все комбинации генов встречаются с одинаковой частотой, в то время как в фенотипах частота сочетаний разных признаков может быть различной. В данном случае отношение фенотипов оказывается следующим: 9 растений с обоими доминантными признаками : 3 растения с доминантной окраской цветков и с рецессивной формой бобов : 3 растения с рецессивной окраской цветков и с доминантной формой бобов : 1 растение с обоими рецессивными признаками. Частота этих фенотипов не зависит от сочетаний признаков у родителей. Например, скрещивание между красноцветковым растением с гладкими бобами (*RR PP*) и белоцветковым

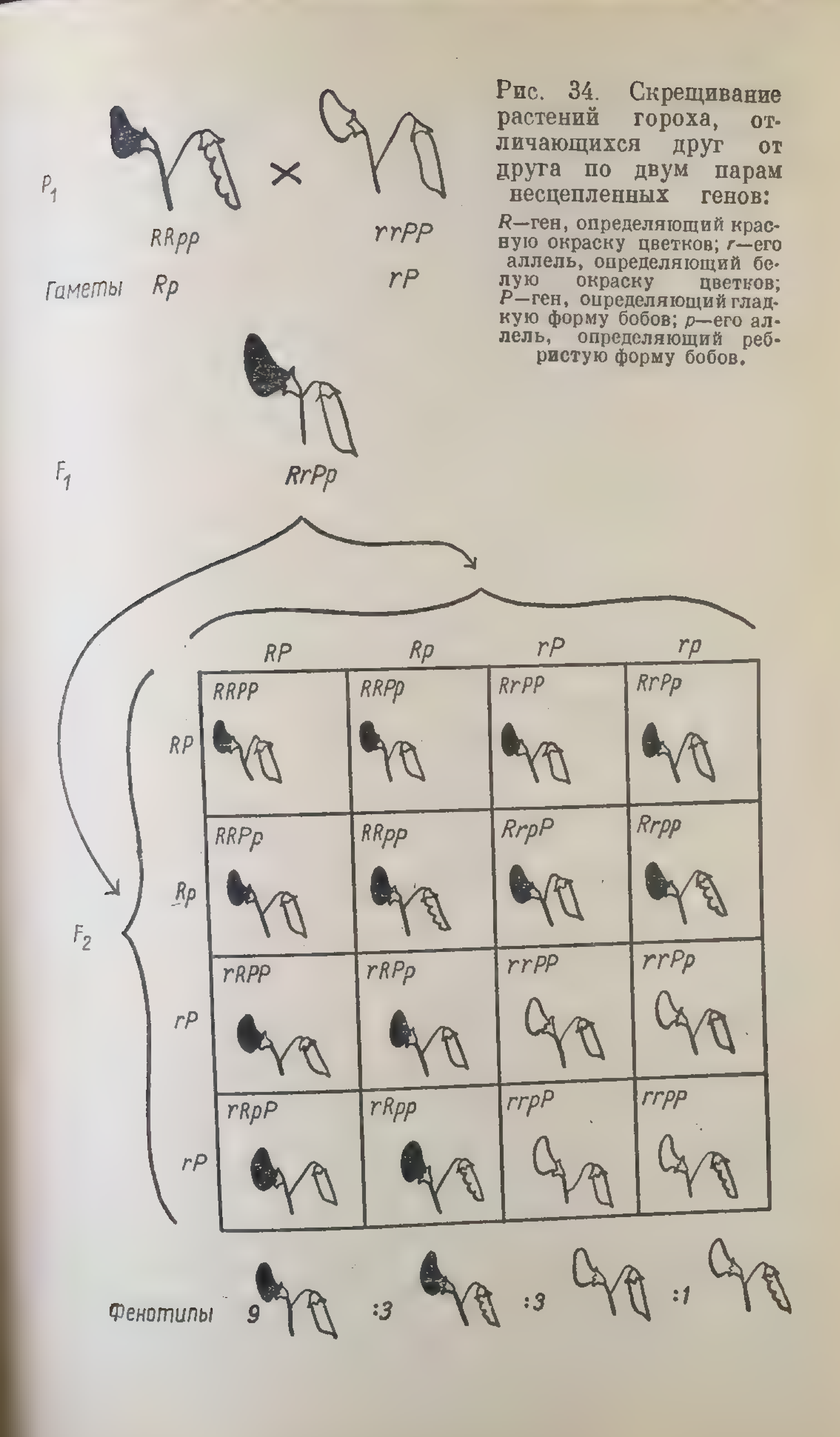


Рис. 34. Скрещивание растений гороха, отличающихся друг от друга по двум парам несцепленных генов:

R—ген, определяющий красную окраску цветков; *r*—его аллель, определяющий белую окраску цветков; *P*—ген, определяющий гладкую форму бобов; *p*—его аллель, определяющий ребристую форму бобов.

растением с ребристыми бобами (*rr pp*) даст такие же растения (*Rr Pp*) и, следовательно, то же отношение фенотипов в F_2 (9 : 3 : 3 : 1).

Если вы вернетесь теперь к эксперименту Менделя, описанному в начале главы XIII, то увидите, что отношение 315 : 101 : 108 : 32 действительно очень близко к отношению 9 : 3 : 3 : 1. Именно на основании анализа

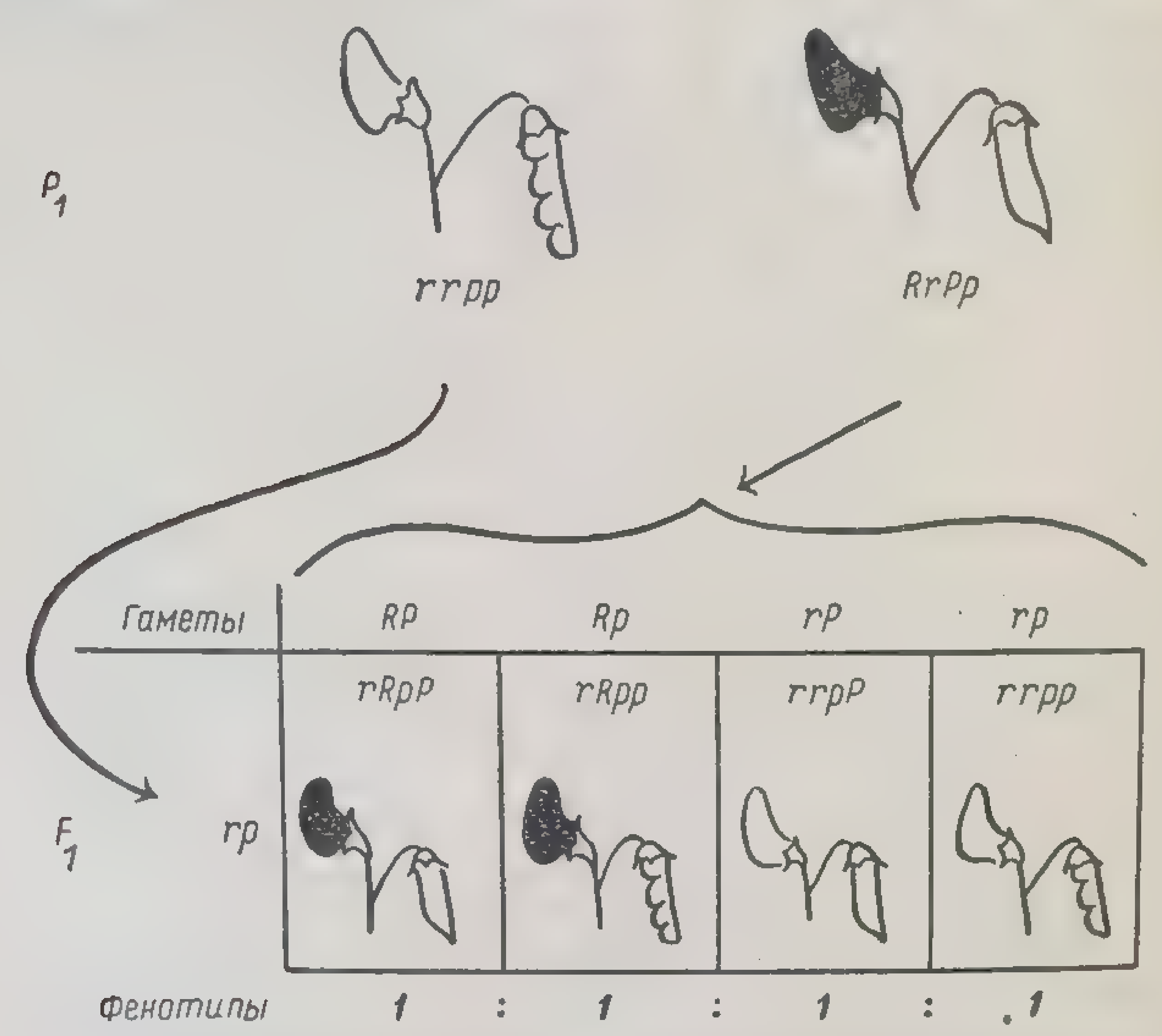


Рис. 35. Возвратное скрещивание двойной гетерозиготы (*Rr Pp*) с двойным рецессивом (*rr pp*).

этого отношения Мендель и сформулировал свой второй закон. Отношение 9 : 3 : 3 : 1 характерно для F_2, полученного в результате скрещивания между организмами (P_1), различающимися двумя парами аллелей.

Почему же отношение числа гамет разных типов, равное 1 : 1 : 1 : 1 у растений F_1, приводит к отношению фенотипов потомства F_2, равному 9 : 3 : 3 : 1? При рассмотрении решетки (см. рис. 34) становится ясным, что это обусловлено доминированием красной окраски цветков над белой и гладкой формы бобов над ребристой. Для того чтобы узнать, какие гаметы образуются растениями с одинаковыми фенотипами в F_2, необходимо из-

бежать осложнений, создаваемых доминированием. Это можно сделать с помощью так называемого возвратного скрещивания (стр. 45), что и проиллюстрировано на рис. 35 на примере скрещивания двойной гетерозиготы с двойным рецессивом.

Растение с генотипом *Rr Pp* образует гаметы четырех типов: *RP*, *Rp*, *rP* и *rp*, а растение с генотипом *rr pp* формирует гаметы только одного типа — *rp*. Поэтому решетка состоит только из четырех квадратов. Это по существу то же анализирующее скрещивание, которое было описано в главе VI. Действительно, его можно использовать, чтобы установить, не является ли красноцветковое растение с гладкими бобами гетерозиготным

ТАБЛИЦА 14

P_1			F_1
Анализирующее растение		Испытываемое растение	
rr pp	×	*RR PP*	Все *Rr Pp* Красные гладкие
rr pp	×	*Rr PP*	1/2 *Rr Pp* Красные гладкие; 1/2 *rr Pp* Белые гладкие
rr pp	×	*RR Pp*	1/2 *Rr Pp* Красные гладкие; 1/2 *Rr pp* Красные ребристые
rr pp	×	*Rr Pp*	1/4 *Rr Pp* Красные гладкие; 1/4 *Rr pp* Красные ребристые 1/4 *rr Pp* Белые гладкие; 1/4 *rr pp* Белые ребристые

по окраске цветков, или по форме бобов, или одновременно по двум этим признакам. В табл. 14 показаны возможные результаты такого скрещивания.

В общем, независимо от числа рассматриваемых пар генов скрещивание особи с организмом, гомозиготным по всем рецессивным аллелям, можно использовать как анализирующее скрещивание. Оно всегда дает отношение фенотипов 1 : 1 : 1.

Второй закон Менделя, как и первый, является статистическим. Поэтому отношения, которые он предсказывает, будут строго выполняться только при очень большом числе потомков. Если бы Мендель имел всего 16 рас-

тений F_2, он вряд ли получил бы отношение их фенотипов точно 9 : 3 : 3 : 1. В частности, он мог бы при этом вообще не получить двойного рецессива, который представлен только 1/16 растений F_2. Это очень важно иметь в виду тем, кто хочет получить новый тип организма путем скрещиваний. Предположим, человек, разводящий кроликов, хочет вывести линию длинношерстных (ангорских) кроликов альбиносов из альбиносов и черной ангорской линии. Нам уже известно, что ген, вызывающий альбинизм (*c*), рецессивен. Ген, определяющий длинную шерсть (*l*), также рецессивен. Поэтому первое скрещивание можно записать следующим образом:

$$P_1\ ccLL \times CCll.$$

Вы видите, что в соответствии с первым правилом, сформулированным на стр. 97, в формулу генотипа кролика альбиноса введен ген *L*, который является аллелем гена *l* и определяет короткую шерсть, а в формулу генотипа ангорского кролика — ген, обозначенный буквой *C*, который является аллелем гена *c* и определяет черную окраску шерсти. (Гены, вызывающие окраску неагути (*aa*) у ангорского кролика, в формулу не введены как несущественные при данном скрещивании.)

Животные F_1 имеют генотип *Cc Ll*. При скрещивании их между собой в F_2 будут получены кролики четырех фенотипов в отношении 9 : 3 : 3 : 1. Если их число достаточно велико, то 9/16 кроликов проявят оба доминантных признака, т. е. они не будут ни альбиносами, ни ангорскими, 3/16 кроликов будут иметь сочетание доминантного и рецессивного признаков (черные ангорские кролики), 3/16 кроликов будут иметь другое сочетание доминантного и рецессивного признаков (альбиносы с короткой шерстью) и, наконец, 1/16 кроликов проявят оба рецессивных признака, т. е. они будут альбиносами и ангорскими. Именно этот последний тип белых ангорских кроликов и интересовал селекционера. Если иметь в виду, что каждый помет состоит из 7—8 крольчат, то необходимо совсем немного пометов, чтобы отобрать самца и самку, которые дали бы начало нужной линии.

Поскольку в F_2 кроликов с доминантными фенотипами больше, чем с рецессивными, можно было бы думать, что для выведения линии хотя бы с одним доминантным признаком достаточно меньшего числа пометов. Однако это

не так. Предположим, селекционер, имеющий линию ангорских альбиносов (*cc ll*), хотел бы иметь линию окрашенных ангорских кроликов (*CC ll*). Он скрещивает своих ангорских альбиносов с кроликами дикого типа (окрашенные, с короткой шерстью), имеющими генотип *CC LL*. Это можно записать так: $cc\ ll \times CC\ LL$. F_1 состоит из кроликов с генотипом *CcLl*. Скрещивание их между собой дает следующее отношение кроликов в F_2 : 9 окрашенных с короткой шерстью : 3 окрашенных ангорских : : 3 альбиноса с короткой шерстью : 1 ангорский альбинос.

Действительно, в этом случае из 16 животных 3 кролика будут иметь желаемый селекционером фенотип (окрашенные ангорские). Но селекционеру нужны кролики этого фенотипа, только гомозиготные по соответствующим генам; в то же время из 3 окрашенных ангорских кроликов 2 оказываются гетерозиготными (*Cc*). Если это непонятно, вернитесь к растениям F_2 (см. рис. 34), которые, подобно окрашенным ангорским кроликам, проявляют 1 доминантный и 1 рецессивный признак (3 красноцветковых растения с ребристыми бобами или 3 белоцветковых растения с гладкими бобами). Действительно, в каждом случае 2 растения из 3 гетерозиготны по одному из двух генов и только 1 гомозиготно по обоим генам. Такие гомозиготные растения составляют 1/16 часть F_2, так же как и двойные рецессивы — белоцветковые растения с ребристыми бобами или ангорские кролики-альбиносы.

Поэтому при выведении путем скрещиваний новых чистопородных линий как по доминантным, так и по рецессивным признакам необходимо одинаковое число животных. В действительности же легче получить линию ангорских альбиносов, чем ангорских окрашенных кроликов. Хотя последних в F_2 больше, но они требуют испытания по потомству, в то время как все ангорские альбиносы являются, как известно, гомозиготными.

В рассмотренных выше скрещиваниях мы имели дело с парами аллелей, один из которых полностью доминировал над другим. В противном случае гетерозиготу по одному или обоим генам можно отличить от любой гомозиготы. Отсутствие полного доминирования даст в F_2 дополнительные фенотипы.

Вы сами разберете соответствующий пример при выполнении заданий к этой главе.

ВЫВОДЫ

1. Свободное сочетание несцепленных генов в гаметах определяет свободное сочетание несцепленных признаков у потомства. Родители, отличающиеся друг от друга по нескольким несцепленным менделевским признакам, дадут все возможные сочетания этих признаков у детей или более отдаленных потомков.

2. Скрещивание между индивидуумами, различающимися двумя парами генов, дает в F_1 организмы, у которых проявляются оба доминантных аллеля; в F_2 организмы с четырьмя возможными сочетаниями признаков находятся в следующем соотношении:

а) 9 из 16 проявляют оба доминантных признака;

б) 3 из 16 проявляют доминантный признак первой пары генов и рецессивный признак второй пары;

в) 3 из 16 проявляют рецессивный признак первой пары генов и доминантный признак второй пары;

г) 1 из 16 проявляют оба рецессивных признака.

Только 1 из 9 организмов в пункте а) и 1 из 3 в пунктах б) и в) гомозиготны, т. е. чистопородны по этим признакам (см. рис. 34).

3. Отношение 9 : 3 : 3 : 1 не зависит от сочетаний доминантных и рецессивных признаков у родителей (будут ли оба доминантных признака у одного из родителей или один из них будет у матери, а другой — у отца).

4. Если гетерозиготу по нескольким генам, определяющим несцепленные менделевские признаки, скрестить с гомозиготой по тем же генам, определяющим рецессивные признаки, то среди особей F_1 будут все возможные комбинации этих признаков в отношении 1 : 1 : 1.

5. Независимо от числа рассматриваемых пар генов для выявления рецессивных аллелей у гетерозиготного организма в качестве анализирующего скрещивания может быть использовано возвратное скрещивание с организмом, гомозиготным по соответствующим рецессивным аллелям.

Задание

1. У крупного рогатого скота ген комолости (*P*) доминирует над его аллелем (*p*), определяющим образование рогов. Аллели, определяющие белую (*W*) и окрашенную (*w*) шерсть, не доминируют один над другим, так что гетерозиготные животные оказываются чалыми. В приложении 5 изображены животные F_1, полученные в результате скрещивания между окрашенным рогатым быком и

белой комолой коровой, гомозиготной по аллелям, определяющим оба признака. Скопируйте решетку и заполните ее. Получите окончательное отношение животных F_2 с разными фенотипами. Число потомков от одного такого скрещивания слишком мало, чтобы получить ожидаемое отношение, но при достаточно большом числе животных это отношение несомненно получится.

2. Вернитесь к заданию 2 (глава XIII), где перечислены несцепленные гены мыши.

Предполагалось, что самец с окрашенной королевской шерстью, длинными ушами и скрученным хвостом гетерозиготен по одному или нескольким генам: альбинизм (*c*), гладкая шерсть (*r*), короткие уши (*s*) и прямой хвост (*k*). Чтобы это проверить, было проведено возвратное скрещивание этого самца с самками-альбиносами с гладкой шерстью, короткими ушами и прямым хвостом (*cc rr ss kk*). Потомство состояло из следующих животных:

— четыре животных с окрашенной королевской шерстью, длинными ушами, скрученным хвостом;

— три животных с окрашенной королевской шерстью, короткими ушами, скрученным хвостом;

— пять животных-альбиносов с королевской шерстью, длинными ушами, скрученным хвостом;

— четыре животных-альбиноса с королевской шерстью, короткими ушами, скрученным хвостом;

— два животных с окрашенной королевской шерстью, длинными ушами, прямым хвостом;

— три животных с окрашенной королевской шерстью, короткими ушами, прямым хвостом;

— пять животных-альбиносов с королевской шерстью, длинными ушами, прямым хвостом;

— четыре животных-альбиноса с королевской шерстью, короткими ушами, прямым хвостом.

Определите генотип самца.

XV. ВЫЧИСЛЕНИЕ МЕНДЕЛЕВСКИХ ОТНОШЕНИЙ

Если вы вернетесь к главе XIII и вспомните об удвоении числа типов гамет с каждой парой генов (если данный организм по ним гетерозиготен), то легко убедитесь в том, что методом решетки можно пользоваться только при скрещиваниях, в которых рассматривается очень небольшое число пар генов. При скрещиваниях с тремя парами генов организмы F_1 образуют 8 типов гамет ($2 \times 2 \times 2$), и решетка, характеризующая F_2, имеет 64 квадрата (8×8). При скрещиваниях с четырьмя парами генов организмы F_1 образуют 16 типов гамет ($2 \times 2 \times 2 \times 2$), и решетка состоит из 256 квадратов (16×16).

Теперь выведем отношение 9 : 3 : 3 : 1 более простым способом, имеющим то преимущество, что им можно пользоваться при рассмотрении любого числа пар генов. Воспользуемся примером, который иллюстрирует рис. 34. Вместо выяснения, какие гаметы образуются у растений F_1, определим, каким будет потомство (F_2) в результате самооплодотворения растений F_1. В соответствии со вторым законом Менделя расщепление по разным признакам происходит независимо, поэтому можно рассматривать каждое расщепление последовательно одно за другим и затем комбинировать полученные результаты:

$$F_1 \quad RrPp \times RrPp.$$

1. Окраска цветка $Rr \times Rr$ дает 3/4 растений с красными цветками и 1/4 растений с белыми.
2. Форма боба $Pp \times Pp$ дает 3/4 растений с гладкими бобами и 1/4 растений с ребристыми бобами.

Теперь мы подошли к решающему моменту. Поскольку расщепление по форме боба не зависит от расщепления по окраске цветка, то 3/4 растений с гладкими бобами и 1/4 растений с ребристыми бобами будут как среди красноцветковых, так и среди белоцветковых растений.

Поэтому доля красноцветковых растений с гладкими бобами составит 3/4 от 3/4, т. е.

$$3/4 \times 3/4 = 9/16;$$

красноцветковых растений с ребристыми бобами

$$^1/_4 \times ^3/_4 = ^3/_{16};$$

белоцветковых растений с гладкими бобами

$$^3/_4 \times ^1/_4 = ^3/_{16};$$

белоцветковых растений с ребристыми бобами

$$^1/_4 \times ^1/_4 = ^1/_{16}.$$

Освободившись от общего знаменателя, равного 16, получим отношение 9 : 3 : 3 : 1.



Рис. 36. Расщепление по трем несцепленным парам генов при скрещивании между быком абердин-ангусской породы и коровой херфордской породы.

Самым простым способом получения такого отношения является перемножение членов, характеризующих результаты двух независимых расщеплений, например: (3/4 красных + 1/4 белых) × (3/4 гладких + 1/4 ребристых) = 9/16 красных гладких + 3/16 красных ребристых + 3/16 белых гладких + 1/16 белых ребристых.

Общий знаменатель опять можно опустить.

Обычно для обозначения доминантных или рецессивных *признаков* используют буквы соответствующих доминантных или рецессивных *генов*:

$$(3R + 1r) \times (3P + 1p) = 9RP + 3Rp + 3rP + 3rp.$$

Такие сокращения вполне допустимы, если помнить, что в данном случае эти буквы соответствуют признакам, а не генам; если бы они обозначали гены, то они были бы записаны парами. В книгах эти буквы обычно выделяют другим шрифтом; в своих записях вы могли бы использовать чернила другого цвета.

На рис. 36 изображены особи крупного рогатого скота F_2, полученные в результате скрещивания особей (P_1),

отличающихся друг от друга тремя парами несцепленных генов:

B — ген черной окраски, *b* — ген рыжей окраски (черная окраска доминирует);

P — ген комолости, *p* — ген, определяющий наличие рогов (комолость доминирует);

F — ген, определяющий белую голову (как у херфордского скота);

f — ген, определяющий окрашенную голову (белая окраска доминирует).

Проводится скрещивание между черным комолым быком абердин-ангусской породы и рыжей рогатой херфордской коровой с белой головой

$$P_1 \ ♂ \ BB \ PP \ ff \times ♀ \ bb \ pp \ FF,$$

F_1 (скрещенные друг с другом) $Bb\ Pp\ Ff \times Bb\ Pp\ Ff$.

Чтобы получить отношение фенотипов в F_2, перемножим $(3B + 1b) \times (3P + 1p) \times (3F + 1f)$. При этом получим следующий результат:

$3B \times 3P \times 3F = 27$	черных комолых животных с белой головой;
$3B \times 3P \times 1f = 9$	черных комолых животных с окрашенной головой;
$3B \times 1p \times 3F = 9$	черных рогатых животных с белой головой;
$1b \times 3P \times 3F = 9$	рыжих комолых животных с белой головой;
$3B \times 1p \times 1f = 3$	черных рогатых животных с окрашенной головой;
$1b \times 3P \times 1f = 3$	рыжих комолых животных с окрашенной головой;
$1b \times 1p \times 3F = 3$	рыжих рогатых животных с белой головой;
$1b \times 1p \times 1f = 1$	рыжее рогатое животное с окрашенной головой.

Правильность этого вычисления можно проверить разными способами. Прежде всего сумма всех животных равна 64, и это согласуется с тем, что решетка в данном случае состояла бы из 64 квадратов. Затем каждый из трех рецессивных признаков (рыжий цвет, наличие рогов и обычная окраска головы) проявляется у 16 животных, т. е. у 1/4 всех особей. И, наконец, каждое из восьми (2 × 2 × 2) различных сочетаний трех пар признаков можно найти в одной из восьми строчек данного расчета.

На практике же скотовод вряд ли заинтересовался бы отношением всех возможных фенотипов в F_2. Но ему, может быть, важно узнать вероятность появления какого-то определенного фенотипа, например черного рогатого быка с окраской головы, свойственной херфордской породе. Какова вероятность появления животного с

определенными признаками? Этот вопрос можно сформулировать иначе. Какая часть животных будет иметь данный фенотип? Действительно, вероятность выпадения орла при однократном подбрасывании монеты равна 1/2, так как при большом числе подбрасываний орел выпадет в половине случаев. Вероятность появления черного рогатого животного с белой головой в F_2 (от скрещивания животных абердин-ангусской и херфордской пород) составляет 9/64, поскольку при очень большом числе особей F_2 животные этого типа составят 9/64 их общего числа. Вероятность того, что таким животным окажется бык, составляет 1/2 от 9/64, т. е. 9/128.

Для ответа на подобный вопрос совсем не обязательно рассматривать все потомство. Вместо этого можно поступить следующим образом.

Скотовод хочет получить черного рогатого быка с белой головой. Он ожидает появления такого быка в потомстве от скрещивания $Bb\ Pp\ Ff \times Bb\ Pp\ Ff$.

При этом скрещивании вероятность появления в потомстве черного животного составляет 3/4 (рассматривается только $Bb \times Bb$); рогатого животного — 1/4 (рассматривается только $Pp \times Pp$); животного с белой головой — 3/4 (рассматривается только $Ff \times Ff$); животного нужного пола (быка) — 1/2.

Таким образом, вероятность появления черного рогатого быка с белой головой равна 9/128 (т. е. $3/4 \times 1/4 \times 3/4 \times 1/2$), что составляет около 7%.

Какова вероятность того, что бык с этим фенотипом окажется чистопородным по всем трем признакам? Поскольку наличие рогов — рецессивный признак, каждый рогатый бык гомозиготен по гену, определяющему наличие рогов, и поэтому он чистопороден по данному признаку. Но для доминантных признаков (черная окраска и белая голова) всего 1/3 быков будет гомозиготна по гену черной окраски и 1/3 — по гену, определяющему белую голову (см. стр. 103). Следовательно, только 1/3 от 1/3 животных (т. е. 1/9) будет гомозиготной по всем трем генам и, соответственно, чистопородной по всем трем признакам. Таким образом, вероятность появления чистопородного черного рогатого быка с белой головой в F_2 (от скрещивания между животными херфордской и абердин-ангусской пород) равна лишь 1/128.

Рассмотренный метод имеет большое практическое значение. Он позволяет селекционеру вычислить, сколько

нужно иметь животных в потомстве, чтобы получить организм с определенным фенотипом или генотипом. Без такого расчета он может слишком поздно обнаружить, что начатую работу ему не удастся довести до конца.

Используем этот метод для решения двух вопросов, связанных с разведением мышей (см. перечень генов мыши на стр. 96).

1. Какова вероятность получения мыши-альбиноса с волнистой шерстью, короткими ушами и скрученным хвостом в результате следующего скрещивания:

$$♂\ Cc\ ww\ Ss\ Kk \times ♀\ Cc\ Ww\ Ss\ kk.$$

Вероятность получения в потомстве альбиноса составит 1/4 ($Cc \times Cc$), мыши с волнистой шерстью — 1/2 ($ww \times Ww$), мыши с короткими ушами — 1/4 ($Ss \times Ss$) и мыши со скрученным хвостом — 1/2 ($Kk \times kk$), т. е. $1/4 \times 1/2 \times 1/4 \times 1/2 = 1/64$.

Если вы усвоили данный метод, то можно записать сочетание признаков, которое необходимо получить, и под каждым из признаков — вероятность его получения.

Альбинизм		Волнистая шерсть		Короткие уши		Скрученный хвост		
$^1/_4$	×	$^1/_2$	×	$^1/_4$	×	$^1/_2$	=	$^1/_{64}$.

2. Самец ($Rr\ Cc\ Ss\ Kk$) скрещивается с самкой ($Rr\ Cc\ ss\ kk$). Какова вероятность получения:

а) самца с генотипом $RR\quad CC\quad Ss\quad Kk$?

Ответ: $^1/_2 \times ^1/_4 \times\ ^1/_4 \times\ ^1/_2 \times\ ^1/_2 = ^1/_{128}$;

б) самки-альбиноса с королевской шерстью длинными ушами прямым хвостом

Ответ: $^1/_2 \times ^1/_4 \times\ ^3/_4 \times\ ^1/_2 \times\ ^1/_2 = ^3/_{128}$

ВЫВОДЫ

1. Метод решетки можно применять для скрещиваний, в которых рассматривается две или три пары несцепленных генов. При более сложных скрещиваниях может быть использован способ перемножения.

2. Будучи примененным к скрещиванию $Aa\ Bb\ Cc \times \times\ Aa\ Bb\ Cc$, этот способ позволяет установить фенотипы потомства путем перемножения, например $(3\mathbf{A} + 1\mathbf{a}) \times \times\ (3\mathbf{B} + 1\mathbf{b}) \times (3\mathbf{C} + 1\mathbf{c})$, где буквы **A**, **a**, **B**, **b**, **C**, **c**

обозначают признаки, определяемые генами *A*, *a*, *B*, *b*, *C*, *c*.

3. Выяснить вероятность получения в потомстве от данного скрещивания особи с определенным фенотипом или генотипом — значит рассчитать, какую часть составят особи данного типа при очень большом числе потомков.

4. Вероятность появления особи с данным сочетанием признаков или генов непосредственно вытекает из вероятности появления каждого признака или каждой пары генов.

Задание

Ниже приведен перечень генов человека (все гены несцепленные):

B определяет карие глаза, доминирует над геном *b* голубых глаз;

r определяет рыжий цвет волос, рецессивен по отношению к гену *R* (волосы иного цвета);

C определяет вьющиеся волосы, доминирует над геном *c* гладких волос;

P вызывает многопалость, доминирует над геном *p*, определяющим нормальное число пальцев (на руках и ногах);

d вызывает глухоту, рецессивен по отношению к гену *D*, определяющему способность слышать.

Мужчина с генотипом *Bb rr Cc Pp Dd* вступает в брак с женщиной, имеющей генотип *bb Rr Cc pp Dd*.

1. Каковы фенотипы родителей?
2. Какова вероятность рождения ребенка с генотипом *bb rr cc pp dd*, с генотипом *Bb Rr Cc Pp DD* и с генотипом *Bb rr CC Pp Dd*?
3. Какова вероятность рождения дочери:

а) глухой, с карими глазами, рыжими вьющимися волосами и с нормальным числом пальцев?

б) с нормальным слухом, голубыми глазами, рыжими гладкими волосами, многопалой?

в) с нормальным слухом, карими глазами, вьющимися нерыжими волосами и с нормальным числом пальцев?

XVI. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

Многие гены действуют совместно (или, иначе говоря, взаимодействуют) при формировании признака. Мы уже познакомились с такими примерами в предыдущих главах.

Чалая масть крупного рогатого скота выглядит поразному в зависимости от фона: рыжего или черного. Слепоту или глухоту могут вызывать многие аномальные гены (см. главу IX), поскольку способность видеть или слышать определяется взаимодействием многих генов. В настоящей главе мы рассмотрим несколько случаев взаимодействия генов более подробно.

ОПЕРЕНИЕ У ПОПУГАЙЧИКА-НЕРАЗЛУЧНИКА

Дикий тип попугайчика-неразлучника имеет ярко-зеленое оперение. Мы не знаем, да и не можем знать, взаимодействием скольких генов определяется эта окраска, поскольку ген обнаруживается только в случае его существования по меньшей мере в двух различных аллельных формах. Для некоторых генов, контролирующих цвет оперения, известны различные аллели. Рецессивный ген *y* определяет желтый цвет перьев, другой рецессивный ген (*b*) — голубой. Нормальные аллели обоих генов (*Y* и *B*) должны быть в числе многих генов, взаимодействие которых вызывает зеленую окраску оперения.

Скрещивание между голубыми и желтыми птицами должно быть записано следующим образом:

P_1 $bb\ YY + BB\ yy$ (см. первое правило в главе XIV).
F_1 $Bb\ Yy$

Поскольку гены *b* и *y* рецессивны, птицы F_1 имеют обычное зеленое оперение. Это явление аналогично рождению нормальных детей у глухих родителей, если их глухота обусловлена двумя разными рецессивными генами (см. главу IX).

Скрещивание между птицами F_1 можно записать так:

$$(3B + 1b) \times (3Y + 1y).$$

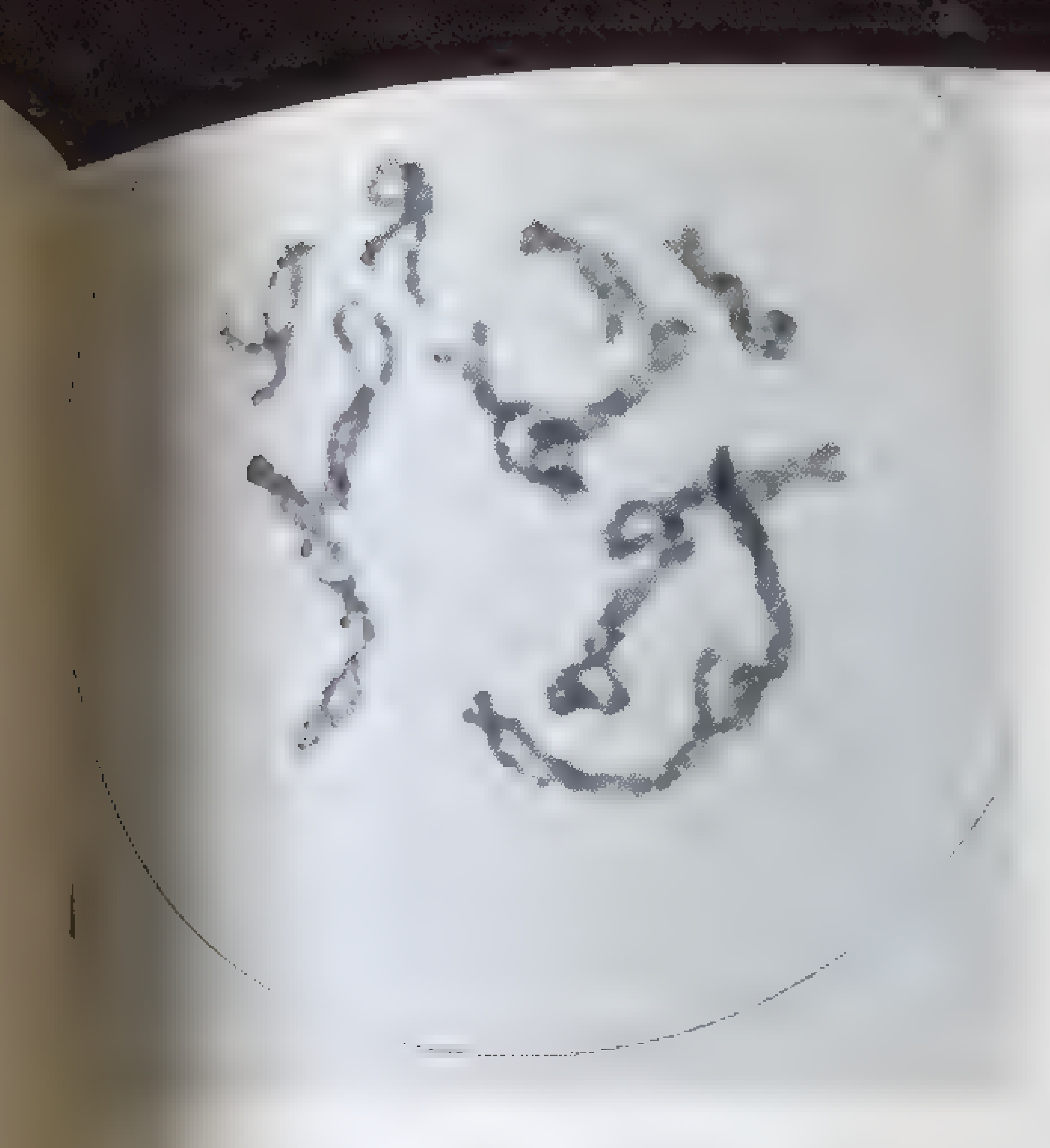


Фото VI. Хромосомы лилии, тесно спаренные в начале мейоза (× 2000).

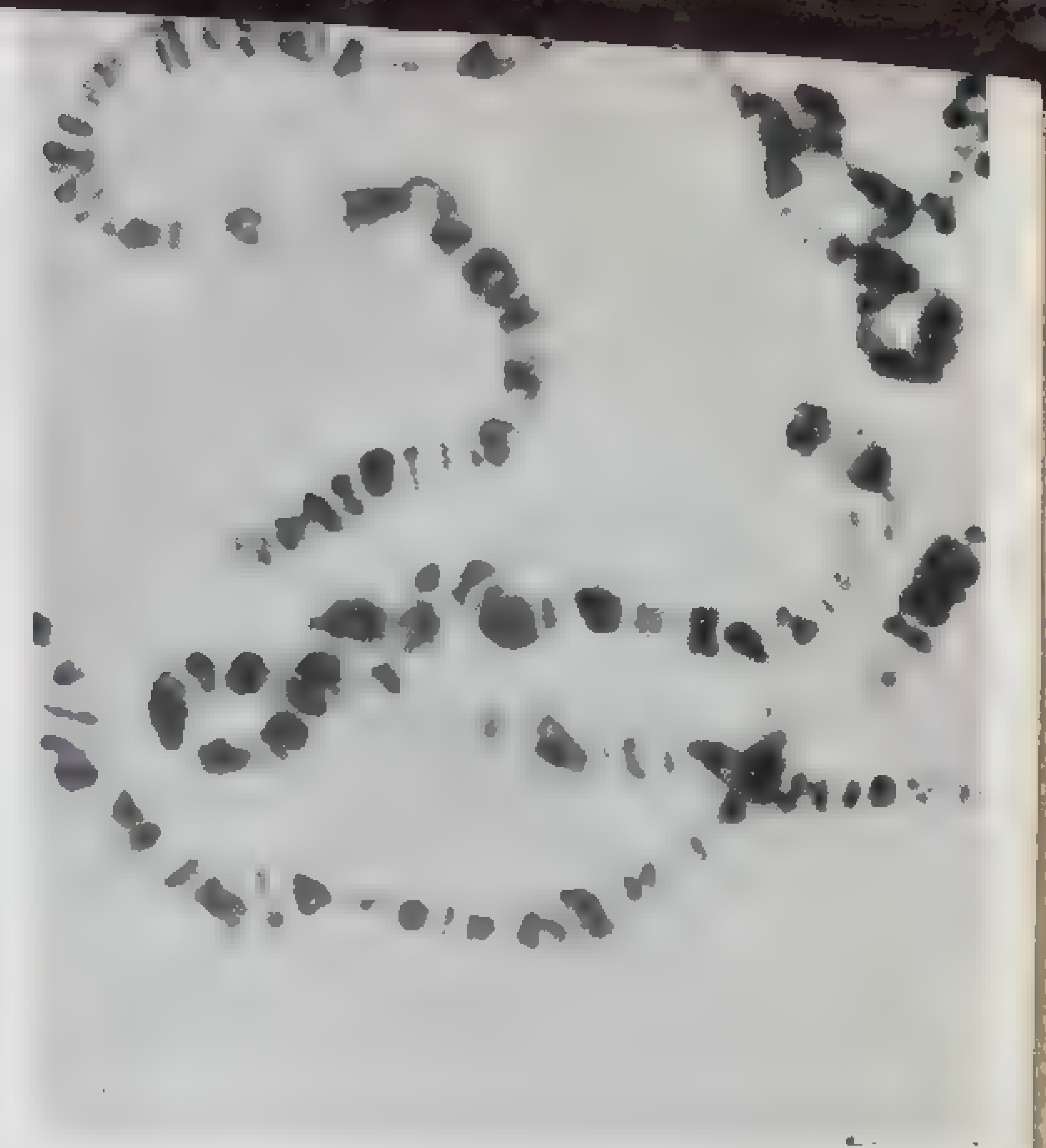


Фото VII. Гигантские хромосомы слюнных желез дрозофилы (× 2000).

Фото VIII. Многопалые руки.

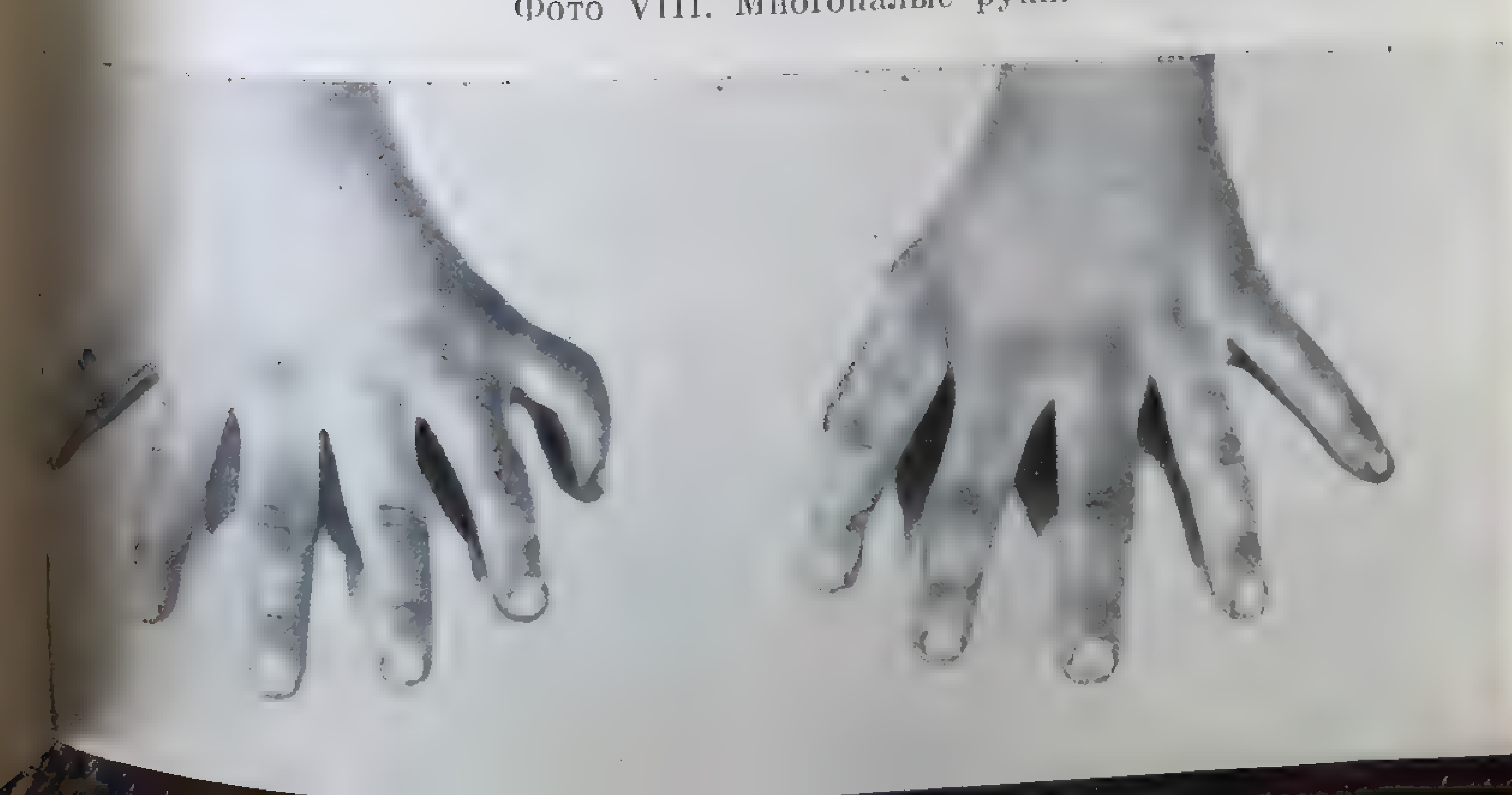




Фото IX. Представители рода, в котором белая прядь передавалась как доминантный признак.

Фото X. Идентичные близнецы.



В результате птицы F_2 будут следующими:

9BY +	3By +	3bY +	1by
Зеленые	Желтые	Голубые	Белые

Таким образом, взаимодействие генов, определяющих голубую и желтую окраску у птиц с генотипом *bb yy*, вызывает белое оперение. Это может показаться удивительным, так как смесь голубого и желтого дает зеленый цвет. Но рассмотрим это с другой точки зрения. Зеленая окраска диких птиц вызывается смешиванием голубого и желтого цветов. Птицы с генотипом *bb* голубые, так как в их оперении нет желтого цвета. Птицы с генотипом *yy* желтые, так как в их оперении нет голубого цвета. Птицы с генотипом *bb yy* не имеют в оперении ни желтого, ни голубого цвета, и поэтому они не окрашены, т. е. имеют белое оперение.

В этом примере взаимодействие двух разных генов вызывает появление нового признака, который не может быть обусловлен действием какого-либо одного гена.

ОКРАСКА ШЕРСТИ У МЫШИ

Начнем с повторения того, что нам уже известно об этом признаке (см. главу X). Мышь дикого типа (или агути) имеет черную шерсть с желтыми перетяжками. Это и приводит к тому, что шерсть выглядит пестрой. Рецессивный ген *a* (неагути) определяет отсутствие желтой перетяжки. Поэтому животные с генотипом *aa* совершенно черные.

Другой несцепленный ген *b* заменяет черную окраску коричневой. Этот ген также рецессивен и коричневый пигмент образуется только у гомозиготных мышей (*bb*). Окраска шерсти таких мышей зависит от того, являются ли они агути или неагути. Если мышь *bb* — агути, то каждый ее волосок имеет желтую перетяжку, и шерсть оказывается пестро-коричневой. Эту окраску называют коричной. Если мышь *bb* — агути, желтые перетяжки отсутствуют и шерсть имеет ровную коричневую окраску. (Таких мышей называют шоколадными.) И в этом случае взаимодействие двух различных рецессивных генов вызывает появление нового фенотипа.

Если обозначить нормальные аллели генов *a* и *b* буквами *A* и *B*, то можно составить следующую таблицу (табл. 15):

ТАБЛИЦА 15

Генотип	Фенотип	Часто употребляемый термин
AA BB	Агути	Дикий тип
aa BB	Черные неагути	Черные
AA bb	Коричневые агути	Коричные
aa bb	Коричневые неагути	Шоколадные

На основании этих данных легко предсказать результаты скрещивания между черными и коричными мышами:

P_1 *aa BB* × *AA bb*

Черная Коричная

F_1 *Aa Bb* × *Aa Bb*

Агути

F_2 (3A + 1a) × (3B + 1b) = 9AB + 3Ab + 3aB + 1ab

Агути Коричные Черные Шоколадные

Многие другие гены влияют на окраску шерсти, и их взаимодействие создает большое разнообразие окрасок, известных любителям. Ген, определяющий альбинизм (*c*), при этом играет особую роль, так как у мышей, гомозиготных по гену *c*, шерсть лишена всякой окраски. Такие мыши — всегда альбиносы (*cc*) независимо от остальных генов окраски шерсти, которые они несут. Поэтому при использовании в скрещиваниях альбиносов неизвестного генотипа можно получить самое неожиданное потомство.

Поскольку ген альбинизма, кроме того, определяет отсутствие окраски радужной оболочки глаз, альбиносы имеют розовые глаза. Альбиносы среди людей имеют белую кожу, белые волосы и розовые глаза независимо от того, какие у них гены окраски кожи, глаз и волос.

Предположим, мальчик покупает мышей — самца шоколадной окраски и самку-альбиноса — в зоомагазине. Он скрещивает их и получает помет, состоящий целиком из мышат агути. Если мальчик немного знаком с генетикой, то такой результат скрещивания покажет ему, что самка-альбинос несет нормальные аллели генов *a* и *b*. Это скрещивание поэтому может быть записано так:

P_1 ♂ *CC aa bb* × ♀ *cc AA BB*

Шоколадный Альбинос

F_1 *Cc Aa Bb*

Агути

Какое потомство можно ожидать от скрещивания между мышами поколения F_1? На этот вопрос можно ответить, перемножив

$$(3A + 1a) \times (3B + 1b) \times (3C + 1c).$$

С другой стороны, можно воспользоваться тем, что нам уже известно о расщеплении по двум первым парам генов (*A—a* и *B—b*). Третья пара (*C—c*) не сцеплена ни с одной из этих пар генов и поэтому расщепляется независимо от них. В соответствии с первым законом Менделя скрещивание между особями с генотипом *Cc* дает в потомстве 3/4 окрашенных мышей и 1/4 альбиносов. Таким образом, в каждом из четырех типов мышей, образующихся в результате расщепления по генам *A—a* и *B—b*, будет 3/4 окрашенных и 1/4 мышей альбиносов. Это определяет следующее окончательное соотношение особей F_2:

$^3/_4$ окрашенных	× 9 агути	=	$^{27}/_4$ агути;
$^1/_4$ альбиносов	× 9 агути	=	$^9/_4$ альбиносов;
$^3/_4$ окрашенных	× 3 коричных	=	$^9/_4$ коричных;
$^1/_4$ альбиносов	× 3 коричных	=	$^3/_4$ альбиносов;
$^3/_4$ окрашенных	× 3 черных	=	$^9/_4$ черных;
$^1/_4$ альбиносов	× 3 черных	=	$^3/_4$ альбиносов;
$^3/_4$ окрашенных	× 1 шоколадную	=	$^3/_4$ шоколадных;
$^1/_4$ альбиносов	× 1 шоколадную	=	$^1/_4$ альбиносов.

Если вы вернетесь к стр. 108, то увидите, что это то же отношение (27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1), которое было получено и при скрещивании особей крупного рогатого скота, различающихся по трем парам несцепленных генов. В данном случае все животные-альбиносы выглядят одинаково, в связи с чем отношение изменяется следующим образом: 27 агути: 9 коричных : 9 черных : 3 шоколадных : 16 альбиносов.

При суммировании всех окрашенных животных отношение их числа к числу альбиносов оказывается равным 48 : 16 = 3 : 1, что и следовало ожидать на основании первого закона Менделя. Это отношение всегда можно обнаружить в F_2 при скрещивании (P_1) альбиноса и окрашенной мыши, если только сама окрашенная мышь не несет гена, вызывающего альбинизм. Но какой именно тип (или типы) окраски шерсти будет у потомства, обычно не удается предугадать.

На этих примерах мы видели, как взаимодействие двух генов приводит к появлению нового фенотипа (шоколадных мышей). Кроме того, мы познакомились с но-

вым типом взаимодействия генов на примере гена альбинизма, который своим действием подавляет проявление других генов.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ У ЧЕЛОВЕКА

Рост индивидуума отчасти определяется его генотипом, а отчасти внешней средой, в которой он рос. В главе XVIII мы еще вернемся к вопросу о влиянии внешней среды на размеры тела. В настоящей главе рассмотрим гены, контролирующие только рост человека. Некоторые из этих генов вызывают появление совершенно ненормальных признаков, таких, как карликовость или гигантизм. В определении нормального роста решающую роль, очевидно, играют нормальные аллели этих генов. Но даже совершенно нормальные люди заметно отличаются по росту, что в большей части обусловлено их генотипами. Отдельные гены, вызывающие изменчивость роста в пределах нормы, оказывают небольшое действие: некоторые гены несколько увеличивают рост, другие — его уменьшают. Совместное действие всех этих генов и определяет рост человека в той мере, в какой он зависит от генотипа. Гены, действующие таким образом, называются *полимерными генами*, а признаки, которые они контролируют, — *мерными*, или *количественными признаками*, так как различия между ними носят количественный, а не качественный характер (см. главу IX). Размеры тела и умственные способности человека, молочная продуктивность коров, яйценоскость кур — это примеры количественных признаков, которые контролируются полимерными генами, а также подвергаются влиянию окружающих условий.

Количественные признаки не дают четких менделевских отношений. Несомненно, каждый из многочисленных полимерных генов, контролирующих, например, рост человека, передается по правилам, установленным Менделем, и дал бы менделевские отношения, если бы можно было отделить его действие от действия других генов и окружающих условий.

Но взаимодействие между генами и между генами и внешней средой определяет непрерывный ряд индивидуумов от самого высокого роста до самого низкого, в котором нельзя различить никаких четких классов.

Мы сможем представить, каким образом наследуются количественные признаки, если рассмотрим вымышлен-

ный пример, который чрезвычайно упрощает реальное положение.

Забудем на время о влиянии внешней среды и допустим, что существует всего три пары генов, контролирующих рост человека, и что все они не сцеплены. Обозначим эти гены буквами *A* и *a*, *B* и *b*, *C* и *c*. Индивидуум с генотипом *aa bb cc* имеют самый низкий рост — 150 *см*. Допустим также, что каждый доминантный ген добавляет к росту 5 *см*, так что, например, человек с генотипом *aa Bb Cc* имеет рост 160 *см*, и человек с генотипом *AA bb CC* — 170 *см*. Люди с генотипом *AA BB CC* самые высокие: их рост равен 180 *см*.

Теперь представим, что племя людей низкого роста (*aa bb cc*) порабощается ордой воинов из племени, состоящего только из высоких людей (*AA BB CC*). Победители убивают мужчин и женятся на женщинах порабощенного племени. Как же распределятся их дети и внуки по росту?

P *AA BB CC* × *aa bb cc*
180 *см* 150 *см*

F_1 *Aa Bb Cc*
165 *см*

Таким образом, все дети будут иметь рост, промежуточный между ростом родителей. Что можно сказать о внуках? Поскольку все дети имеют одинаковый генотип, браки между ними можно записать так:

Aa Bb Cc × *Aa Bb Cc*.

F_2 можно охарактеризовать, составив решетку из 64 квадратов (8 × 8). Но мы снова воспользуемся более быстрым способом перемножения. В данном случае индивидуум, гомозиготный по доминантному гену, будет выше гетерозиготного, и расщепление приведет к соотношению фенотипов не 3 : 1, наблюдающемуся при полном доминировании, а к отношению 1 : 2 : 1, имеющему место в случае неполного доминирования (см. главу V). Результат расщепления, например, по *A* и *a* должен быть записан так: $1AA + 2Aa + 1aa$. Таким же образом можно записать результаты расщепления и по двум остальным парам генов. Комбинация результатов всех трех расщеплений в соответствии со вторым законом Менделя может быть представлена в виде

$$(1AA + 2Aa + aa) \times (1BB + 2Bb + 1bb) \times (1CC + 2Cc + 1cc).$$

Не рассматривая конкретно все получающиеся генотипы, можно рассчитать, сколько генотипов будут иметь 6, 5, 4, 3, 2, 1 или 0 доминантных генов, так как именно это и позволит нам установить распределение индивидуумов по росту. В табл. 16 показан расчет для 6, 5, 4 и 3 доминантных генов.

ТАБЛИЦА 16

Число доминантных генов	Полученные генотипы	Число индивидуумов	Число доминантных генов	Полученные генотипы	Число индивидуумов
6	*AA BB CC*	1	3	2 *AA Bb cc* 2 *AA bb Cc* 2 *Aa BB cc* 2 *aa BB Cc* 2 *Aa bb CC* 2 *aa Bb CC* 8 *Aa Bb Cc*	20
5	2 *AA BB Cc* 2 *AA Bb CC* 2 *Aa BB CC*	6			
4	*AA BB cc* *AA bb CC* *aa BB CC* 4 *AA Bb Cc* 4 *Aa BB Cc* 4 *Aa Bb CC*	15			

Индивидуумы с 2, 1 и 0 доминантных генов имеют соответственно 4, 5 и 6 рецессивных, так как у каждого организма должно быть всего 6 генов. Число таких индивидуумов получить очень легко, если в соответствующей части приведенной таблицы заменить каждую заглавную букву маленькой и каждую маленькую — заглавной (например, 2*AA BB Cc* во второй строчке заменить 2 *aa bb cC*). Это показывает, что особей с 4, 5 и 6 рецессивными генами столько же, сколько и с соответствующим числом доминантных генов: 15, 6 и 1.

Теперь нам известно все, что нужно для установления распределения людей по росту в F_2 (табл. 17).

ТАБЛИЦА 17

Число доминантных генов	Рост, *см*	Число индивидуумов данного роста	Число доминантных генов	Рост, *см*	Число индивидуумов данного роста
0	150	1	4	170	15
1	155	6	5	175	6
2	160	15	6	180	1
3	165	20			64

На рис. 37 эти результаты представлены графически. Колонка, следующая за каждой из фигур, показывает, какую часть F_2 составляют индивидуумы данного роста. Вы видите, что люди среднего роста самые многочисленные, а очень низкие и очень высокие встречаются редко.

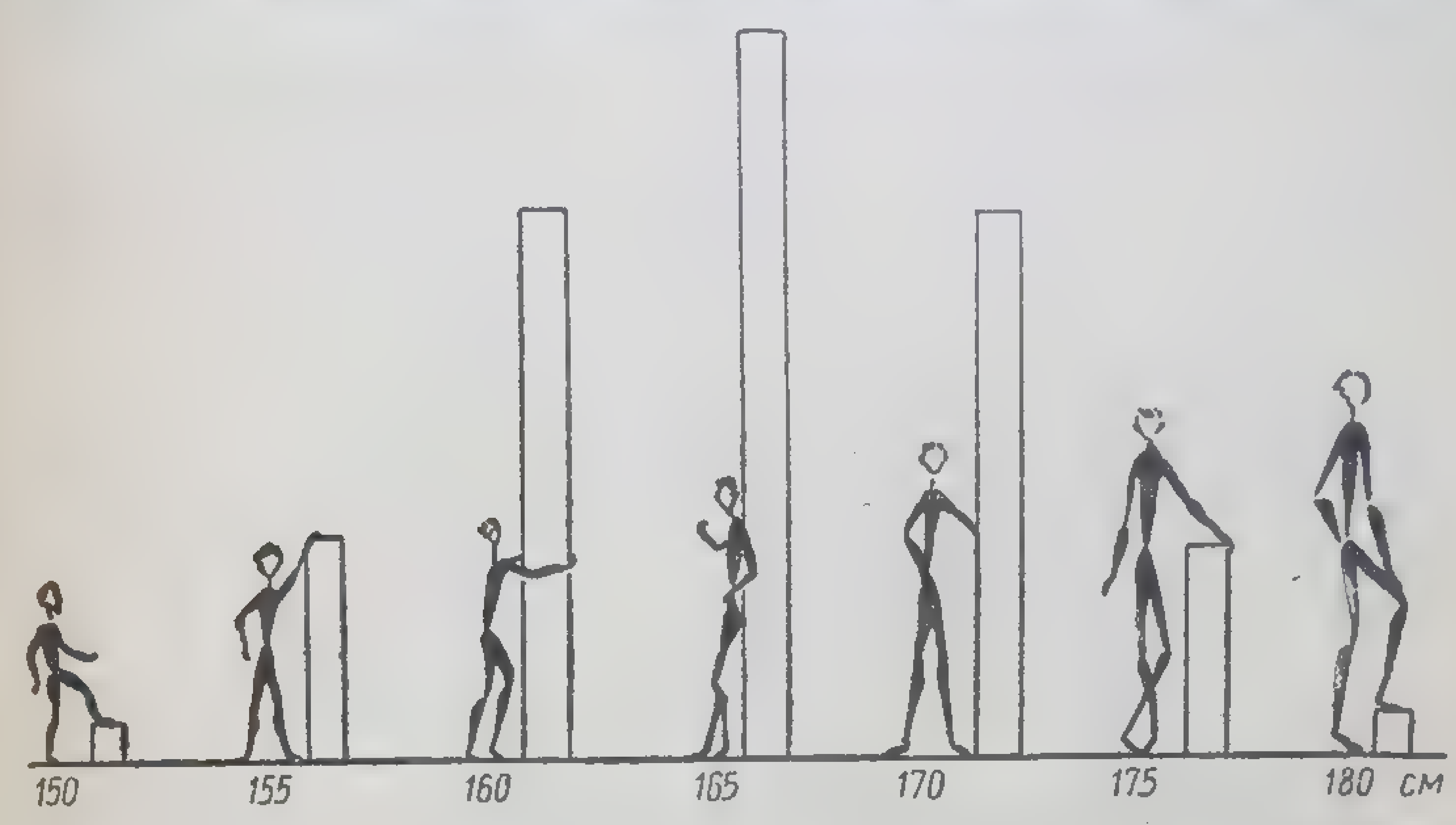


Рис. 37. Относительная частота появления индивидуумов разного роста при условии, что все различия в росте обусловлены тремя парами генов, подчиняющихся закону свободных сочетаний.

Как я уже говорила, рассмотренный пример дает чрезвычайно упрощенную картину наследования размера тела. На самом деле этот признак определяется не тремя, а значительно большим числом пар генов. Участие отдельных генов в определении роста очень невелико и не обязательно одинаково. Некоторые гены могут иметь некоторую степень доминирования. Если бы мы рассмотрели все пары генов, определяющие рост, то получили бы значительно большее число групп и уменьшили бы тем самым различия между отдельными классами роста. Если бы, кроме того, мы учли, что индивидуумы даже с одинаковыми генотипами могут различаться по росту в зависимости от питания или других факторов внешней среды, то классы вообще бы не удалось выделить, и график выглядел бы так, как показано на рис. 38.

Этот вид распределения характерен для количественных признаков и, в частности, для умственных способностей (за исключением случаев слабоумия, которое, как и карликовость, появляется в результате резких нарушений в

развитии, нередко вызываемых аномальными генами). Среди нормальных людей чаще всего встречаются индивидуумы со средними умственными способностями, в то время как очень глупые или, наоборот, одаренные встречаются редко. Между средними и крайними выражениями

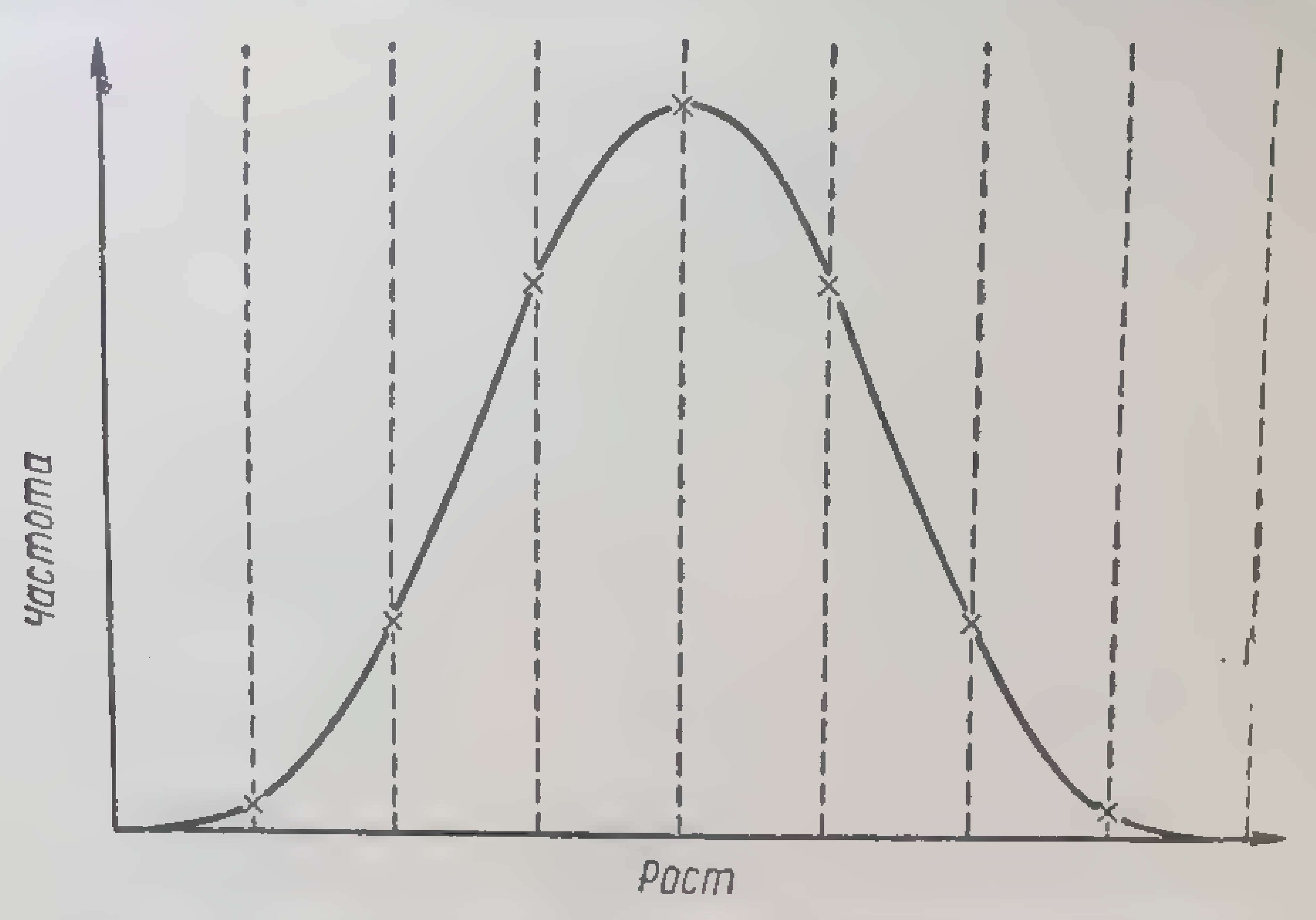


Рис. 38. Распределение частоты появления индивидуумов разного роста при учете действия всех генов, контролирующих рост, и влияния внешней среды.

этого признака мы находим все промежуточные; умственные способности, приближающиеся к средним, встречаются чаще, чем приближающиеся к крайним.

ВЫВОДЫ

1. Формирование данного признака осуществляется взаимодействием многих генов. В настоящей главе мы рассмотрели примеры, касающиеся следующих типов взаимодействия генов:

а) появление нового фенотипа в результате взаимодействия нескольких пар генов; например, среди попугайчиков-неразлучников гомозиготы по голубой и желтой окраске имеют белое оперение; среди мышей гомозиготы по окраске неагути и по коричневой окраске имеют сплошную коричневую (шоколадную) шерсть;

б) подавление действия одного гена действием других генов. Например, в организмах, гомозиготных по гену альбинизма, подавляется действие всех генов, определяющих цвет волос, кожи и глаз.

2. Взаимодействие генов может изменять или скрывать ожидаемые менделевские отношения. По признаку, определяемому многими полимерными генами, не происходит расщепления на четко различимые классы фенотипов. Распределение индивидуумов в потомстве характеризуется постепенными переходами от одного фенотипа к другому; при этом большинство индивидуумов имеют средние показатели, в то время как особи с крайними показателями встречаются редко.

Задание

1. Кролик альбинос (♂) скрещен с самкой неагути (черная). В помете было пять крольчат агути. Какие генотипы имели родители, крольчата? Какие фенотипы вы ожидаете встретить в F_2?

2. У душистого горошка имеются две разновидности с белыми цветками. У каждой разновидности белая окраска обусловлена рецессивным геном. Если скрестить растения этих разновидностей, то все потомство F_1 оказывается с окрашенными цветками, но в F_2 снова появляются растения с белыми цветками. Как вы это объясните? Какая часть растений F_2 имеет белые цветки?

3. Проведено скрещивание двух сортов кукурузы. У растений одного сорта средняя длина початка составляла 6—7 *см*, а у растений другого сорта — 16—17 *см*. Растения F_1 имели промежуточную длину початков. В F_2 было получено следующее распределение растений:

Длина початка, *см*:	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Число растений	1	10	19	26	47	73	68	68	39	25	15	9	1

Изобразите графически распределение растений F_2, как это сделано на рис. 38.

XVII. СЦЕПЛЕНИЕ И КРОССИНГОВЕР

Гены, расположенные в одной хромосоме, называются сцепленными. Сцепленные гены не подчиняются закону Менделя: их аллели не дают свободных сочетаний.

У мышей ген, определяющий короткие уши (*s*), и ген, вызывающий ослабление окраски шерсти любого цвета, т. е. делающий ее более светлой (*d*), находятся в одной и той же хромосоме очень близко друг к другу. Обозначим нормальные аллели этих генов буквами *S* и *D*. Хромосома может нести эти гены в следующих комбинациях:

S D	S d	s D	s d
I	II	III	IV

Животные, гетерозиготные по обеим парам аллелей, несут либо хромосому *I* совместно с хромосомой *IV*, либо хромосому *II* совместно с хромосомой *III*. В первом случае говорят, что два рецессива находятся в *фазе сцепления*, во втором — в *фазе отталкивания*.

S D / s d	или	S d / s D

Предположим, любитель имеет линию мышей с короткими ушами и линию мышей с ослабленной окраской шерсти. Он хочет соединить эти два признака и надеется достигнуть этого в F_2 путем скрещивания самца с короткими ушами и самки с ослабленной окраской шерсти.

На рис. 39 показаны результаты такого скрещивания. Два гена, полученные от разных родителей, у животных F_1 сцеплены в фазе отталкивания, поэтому они остаются в разных хромосомах в F_2.

Такое же разочарование постигло бы любителя, который, имея линию мышей с короткими ушами и ослабленной окраской шерсти, попытался бы разделить эти два признака для получения зверьков с ослабленной окрас-

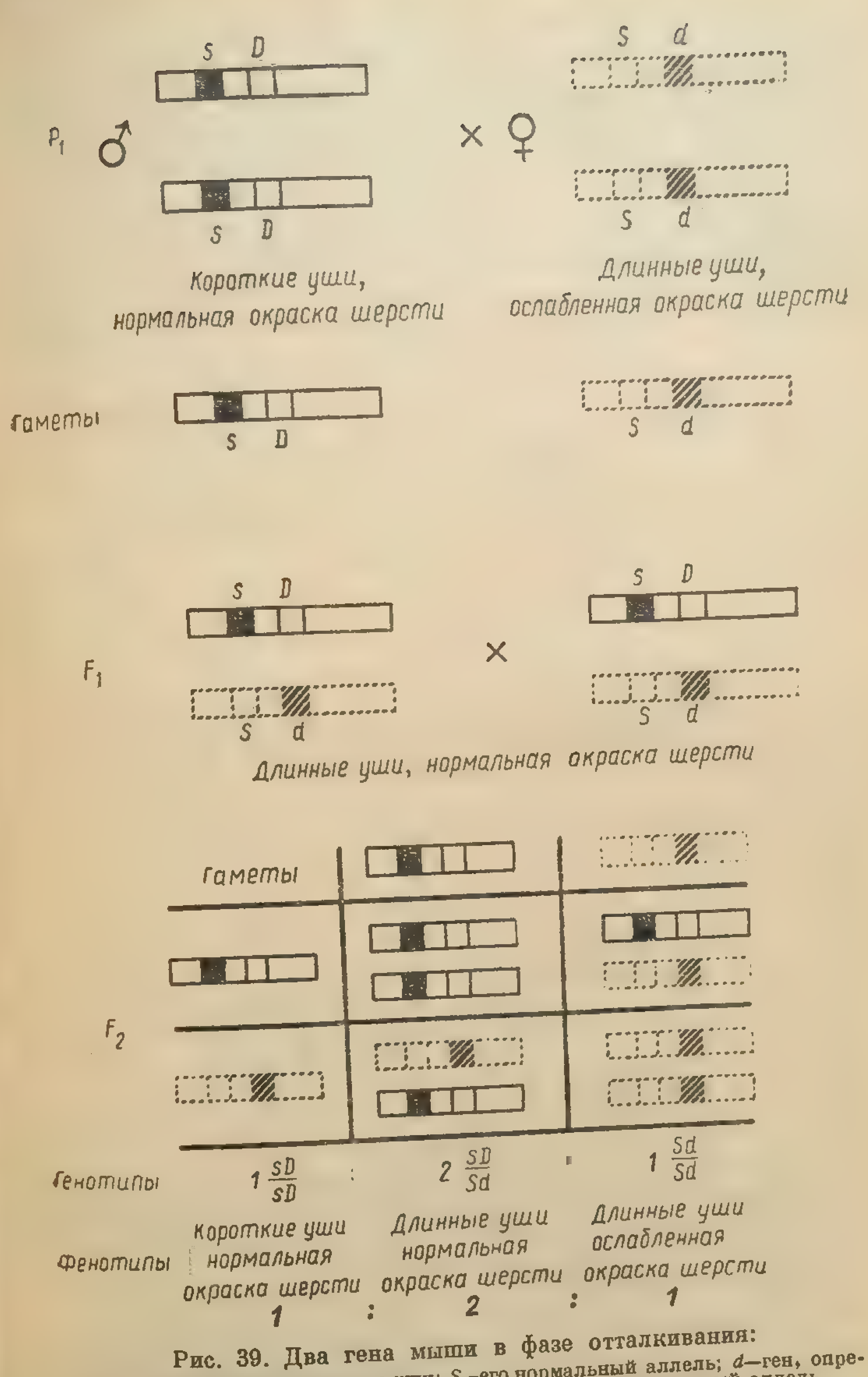
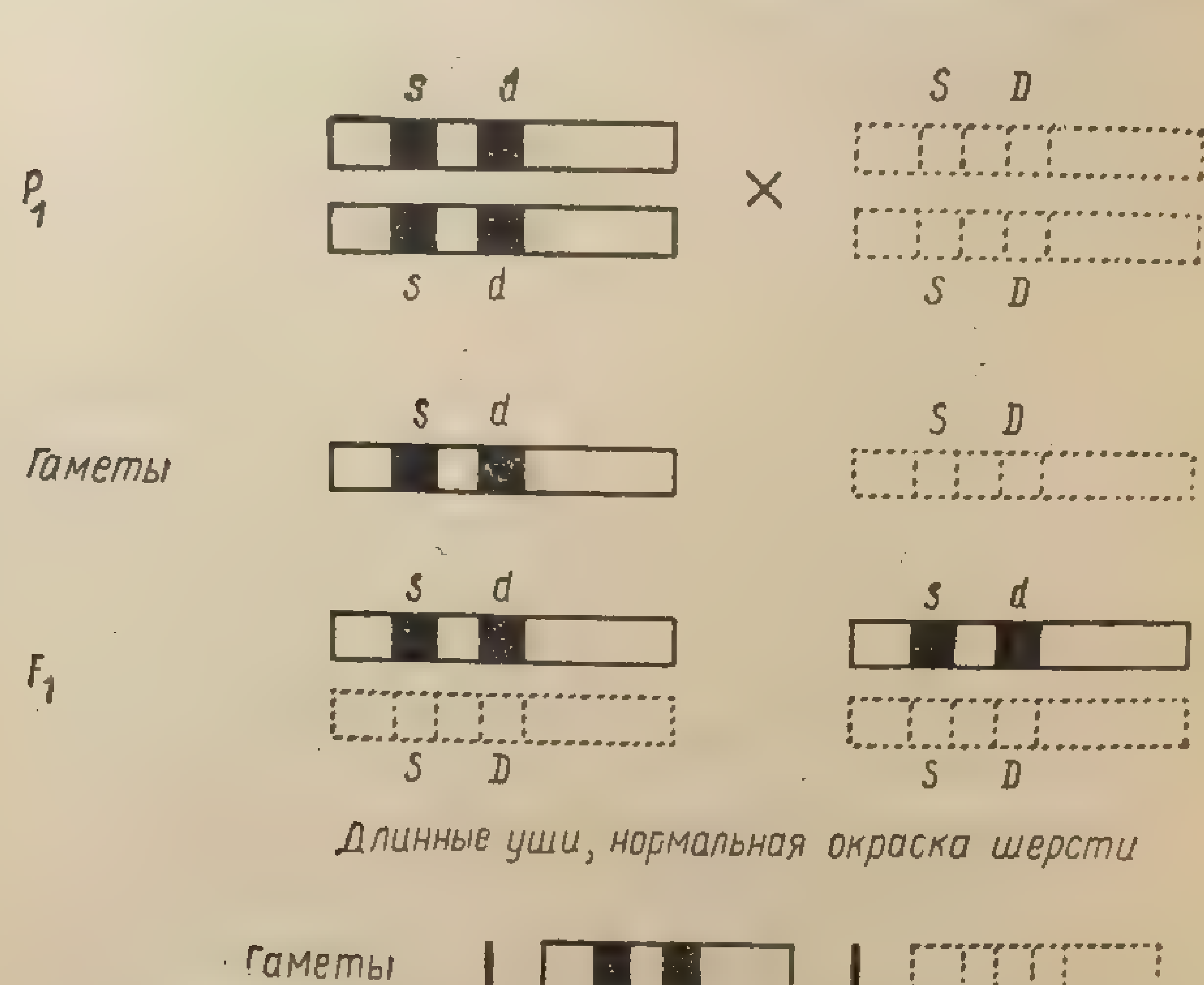


Рис. 39. Два гена мыши в фазе отталкивания:

s—ген, определяющий короткие уши; *S*—его нормальный аллель; *d*—ген, определяющий ослабленную окраску шерсти; *D*—его нормальный аллель.

кой шерсти и нормальными ушами. На рис. 40 показано, что происходит с двумя сцепленными признаками, которые вводятся в скрещивание одним из родителей. В F_1 два соответствующих гена находятся в фазе сцепления и остаются вместе в той же хромосоме и в F_2.

При таких скрещиваниях вы обнаружите в F_2 обычные отношения первого закона Менделя (1 : 2 : 1 и 3 : 1). Этот закон, как вы помните, касается расхождения хромосом одной пары. Поскольку сцепленные гены нахо-



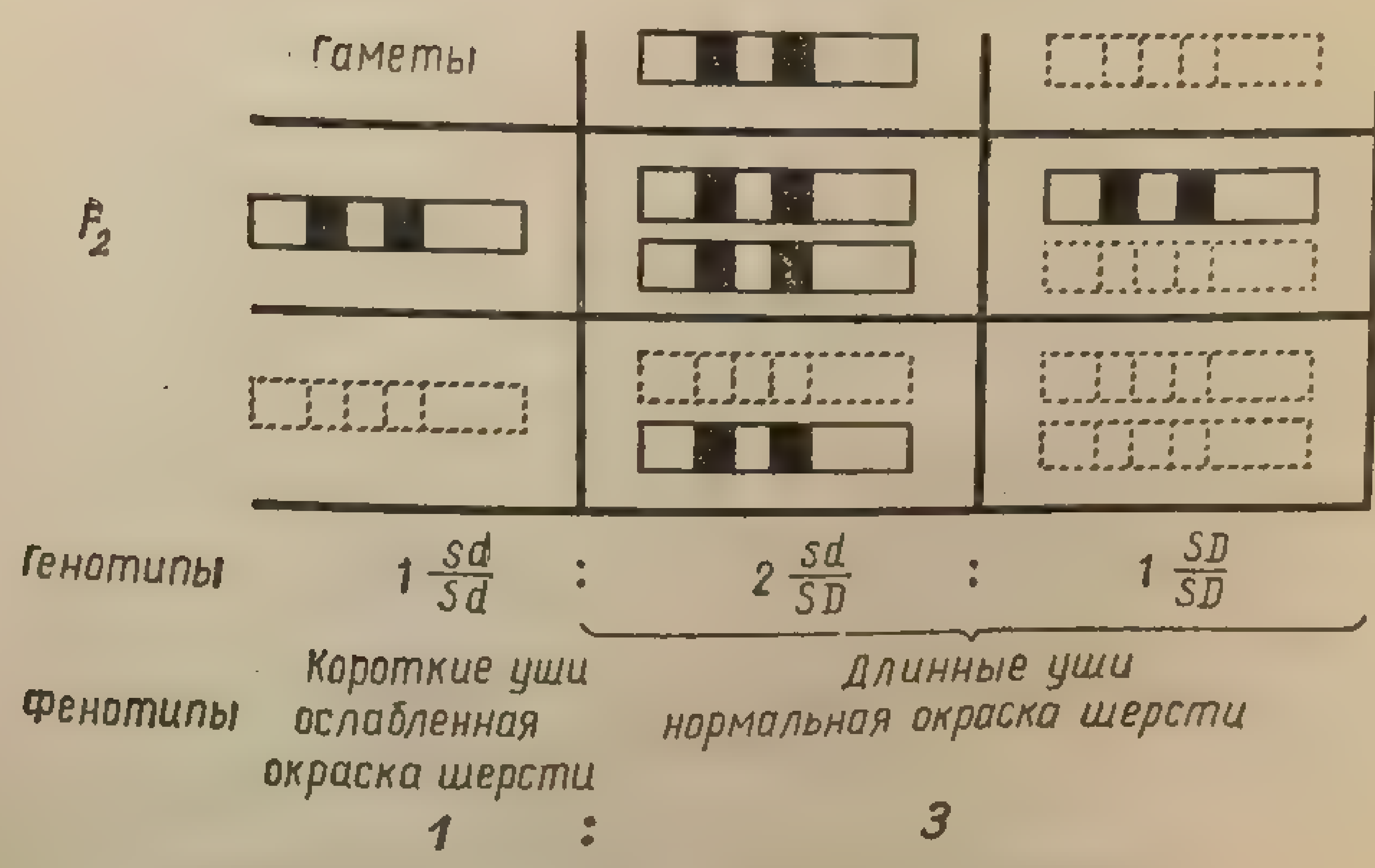


Рис. 40. Два гена мыши в фазе сцепления.

дятся в одной и той же паре хромосом, их наследование вытекает из поведения пары хромосом в мейозе.

В действительности хромосомы ведут себя в мейозе сложнее, чем было описано в главе II. В частности, их поведение дает возможность разделить сцепленные гены. Это происходит на самых ранних стадиях мейоза, когда партнерные хромосомы сближаются и вплотную ложатся параллельно друг другу. При этом они могут каким-то образом обмениваться участками, как показано на рис. 41.

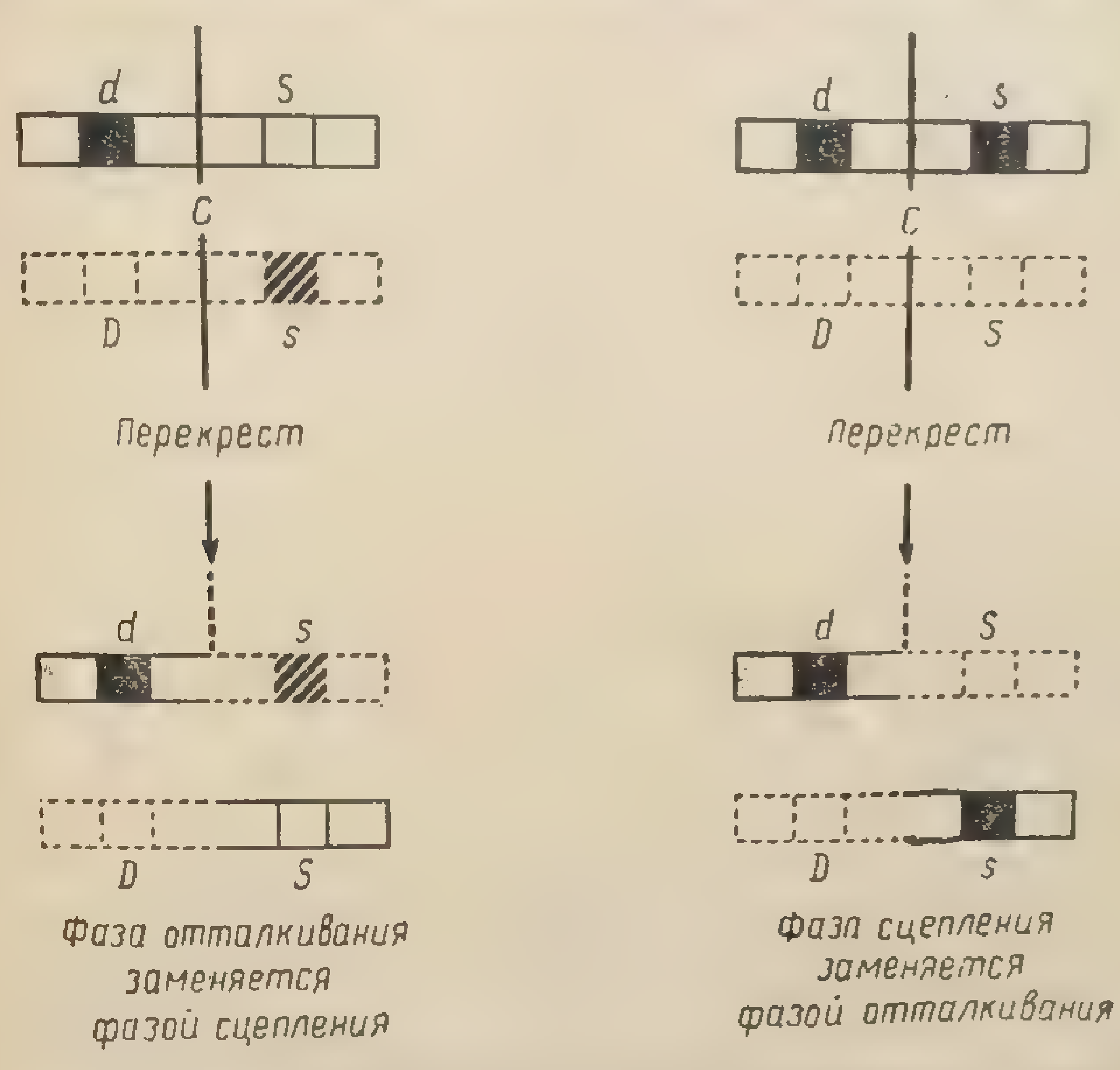


Рис. 41. Кроссинговер между двумя сцепленными генами у мыши.

Этот процесс, механизм которого еще не вполне ясен, называется *кроссинговером*, а каждый обмен участками называется *перекрестом*. Обратите внимание на то, что точка, по которой произошел перекрест (отмечена буквой *C* на рис. 41), находится в одном и том же месте у обеих партнерных хромосом. Это очень важно. Если бы было иначе, то в одной из двух хромосом, образовавшихся в результате перекреста, не хватало бы некоторых генов, в то время как партнерная хромосома имела бы эти же

гены в удвоенном числе. Это, как правило, приводило бы к появлению ненормального потомства, поскольку все гены должны принимать участие в развитии организма.

Благодаря кроссинговеру гены, которые первично находились в фазе отталкивания, переходят в фазу сцепления (см. слева на рис. 41), и, наоборот, гены, первоначально находившиеся в фазе сцепления, переходят в фазу отталкивания (см. справа на рис. 41).

Кроссинговер — явление, типичное для мейоза, при котором большинство пар хромосом образуют перекресты в одной или нескольких точках. Но почему тогда в приведенных выше примерах мы не рассмотрели возможности объединения (или разъединения) генов *s* и *d* вследствие перекреста? Такая возможность действительно существует, но в данном случае это событие столь маловероятно, что без особой удачи понадобилось бы много тысяч мышей F_2 для получения хотя бы одного зверька нужного фенотипа. Так происходит потому, что расстояние между генами *s* и *d* настолько незначительно, что вероятность перекреста в какой-либо точке между этими генами очень мала. Чем больше расстояние между двумя сцепленными генами, тем больше вероятность их разъединения (или объединения) благодаря кроссинговеру.

Некоторые линии мышей несут ген *cu*, определяющий завитые (curly) усы, и нормальный аллель (*S*) гена, определяющего короткие уши, в одной и той же хромосоме. Расстояние между этими генами значительно больше, чем между генами *s* и *d*; поэтому тот, кто захотел бы объединить гены завитых усов и коротких ушей, имел бы гораздо больше шансов на успех, чем при попытках объединить (или разъединить) гены *s* и *d*. Частоту, с которой два гена одной и той же хромосомы разъединяются (или соединяются) благодаря кроссинговеру, используют как меру расстояния между этими генами.

ГЕНЫ, СЦЕПЛЕННЫЕ С ПОЛОМ

Все сцепленные с полом гены находятся в X-хромосоме, и поэтому они сцеплены друг с другом. У дрозофилы X-хромосома несет много генов, и все они сцеплены. В главе XII вы познакомились с одним из таких генов (*w*), который вызывает белый цвет глаз вместо обычного красного. Другой рецессивный ген *m* (уменьшенные крылья) определяет более короткие и тупые крылья по сравнению с нор-

мальными. Самка может нести эти гены в фазе отталкивания или в фазе сцепления. Если она их несет в фазе отталкивания $\left(\frac{w \quad +}{+ \quad w}\right)$, то большинство ее сыновей получат или $\frac{w \quad +}{}$ хромосому и будут иметь белые глаза и длинные крылья, или $\frac{+ \quad m}{}$ хромосому и будут иметь красные глаза и уменьшенные крылья. Однако некоторые мухи будут нести кроссоверные хромосомы; у них будут или белые глаза и уменьшенные крылья, или красные глаза и длинные крылья.

Если самка несет гены *w* и *m* в фазе сцепления $\left(\frac{w \quad m}{+ \quad +}\right)$, то большинство ее сыновей будут иметь белые глаза и уменьшенные крылья, или красные глаза и длинные крылья. Меньшая часть сыновей благодаря кроссинговеру будет иметь белые глаза и длинные крылья, или красные глаза и уменьшенные крылья.

Дочери получат от матери те же самые типы хромосом, что и сыновья. Но поскольку они, кроме того, получат X-хромосому от отца и поэтому, возможно, будут нести нормальные аллеломорфы гена *w* или *m* (или обоих генов), их фенотип нельзя предсказать с такой определенностью.

Кроссинговер имеет большое значение для образования новых комбинаций генов. Если бы новые сочетания генов в соответствии со вторым законом Менделя (см. главу XIII) образовывались только в результате независимого распределения целых хромосом, то число комбинаций генов и признаков было бы ограничено числом хромосом и организмы с небольшим числом хромосом характеризовались бы незначительной генетической изменчивостью. Кроссинговер снимает это ограничение. И хотя между близко расположенными генами перекрест происходит редко, в конце концов появятся индивидуумы со всеми возможными комбинациями генов. Это создает огромную изменчивость организмов. Нам не известно общее число генов ни у одного из видов, но, несомненно,

во всех случаях это число большое. По самым скромным оценкам число генов в одном наборе хромосом у человека равно 10 000 или, иначе говоря, в диплоидной клетке имеется 10 000 пар генов. Многие из этих генов существуют в форме нескольких аллелей. Предположим, что это справедливо только для 5000 генов и каждый из них существует только в двух аллельных формах. Тогда число возможных сочетаний генов будет равно 2^{5000}, а это столь фантастически большое число, что оно намного превышает число людей, рожденных за все время существования человечества. Поэтому вероятность одинаковых генотипов у двух людей так мала, что мы могли бы совершенно не принимать ее во внимание, если бы не одно исключение, которое мы рассмотрим в следующей главе.

ВЫВОДЫ

1. Гены, находящиеся в хромосомах одной пары, называются *сцепленными*. Они не подчиняются второму закону Менделя — они не дают свободных сочетаний.

2. Гетерозиготы по двум сцепленным генам *a* и *b* могут нести эти гены в фазе сцепления или в фазе отталкивания. Если гены *a* и *b* расположены в одной хромосоме, а их нормальные аллели — в соответствующей партнерной хромосоме, то говорят, что они находятся в *фазе сцепления*. Если говорят, что гены сцеплены в *фазе отталкивания*, то это значит, одна хромосома несет ген *a* и нормальный аллель гена *b*, а другая хромосома несет ген *b* и нормальный аллель гена *a*.

3. Гены, которые очень тесно сцеплены, передаются по наследству почти всегда как один ген. Они остаются в той же хромосоме, если они находятся в фазе сцепления, или в разных партнерных хромосомах, если они находятся в фазе отталкивания. При расщеплении они дают отношения, соответствующие первому закону Менделя.

4. Сцепленные гены могут разделяться благодаря процессу, называемому *кроссинговером*. Этот процесс, заключающийся в обмене участками между партнерными хромосомами, происходит на ранних стадиях мейоза. Перекрест происходит в одинаковых точках обеих партнерных хромосом, так что ни одна из них в результате этого процесса не теряет генов и не получает новых.

5. Вероятность прохождения перекреста между двумя сцепленными генами данной хромосомы зависит от рас-

стояния между ними. Чем дальше один от другого расположены гены, тем чаще они разделяются благодаря кроссинговеру.

6. Все гены, сцепленные с полом, сцеплены друг с другом. Кроссинговер между генами, сцепленными с полом, может происходить только в организмах гомогаметного пола (XX), например у самок дрозофилы и млекопитающих.

7. Кроссинговер совместно с независимым распределением, происходящим в соответствии со вторым законом Менделя, определяет огромное число генетических вариаций. Число возможных сочетаний генов у человека столь велико, что невозможно существование двух людей с одинаковыми генотипами (однако есть одно исключение из этого положения — см. главу XVIII).

Задание

I. У человека дальтонизм и гемофилия обусловлены сцепленными с полом генами (см. главу XII). Эти гены можно обозначить буквами *cb* и *h*, а их нормальные аллели — знаками $+^{cb}$ и $+^{h}$.

1. Женщина имеет шесть сыновей. Двое из них страдают дальтонизмом, но имеют нормальную кровь; трое страдают гемофилией, но имеют нормальное зрение и один страдает и дальтонизмом, и гемофилией. Каков генотип матери? Почему она имеет сыновей трех типов?

2. Девочка имеет отца, который страдает дальтонизмом и гемофилией, и здоровую мать. Она выходит замуж за мужчину, не имеющего этих аномалий. Какие у нее будут сыновья в результате развития некроссоверных и кроссоверных яйцеклеток?

II. У дрозофилы три рецессивных гена (желтая окраска тела *y*, белые глаза *w* и уменьшенные крылья *m*) сцеплены с полом.

Самки, несущие гены *y* и *w* в фазе отталкивания, дали следующих сыновей:

220 с желтым телом и красными глазами,
245 с обычной серой окраской тела и белыми глазами,
4 с желтым телом и белыми глазами,
3 с серым телом и красными глазами.

Самки, несущие гены *m* и *w* в фазе отталкивания, дали следующих сыновей:

168 с уменьшенными крыльями и красными глазами,
170 с обычными длинными крыльями и белыми глазами,
85 с уменьшенными крыльями и белыми глазами,
93 с длинными крыльями и красными глазами.

Какой из двух генов: *y* или *m* — расположен в X-хромосоме ближе к гену *w*?

XVIII. ГЕНЫ И ВНЕШНЯЯ СРЕДА

Может быть, вы случайно слышали споры о том, обусловлен ли какой-то признак, например умственные способности, вес тела или заболевание раком, наследственностью или внешней средой. Такие споры ничего не дают, так как они основаны на ошибочном представлении. Наследственность и внешняя среда не являются альтернативными категориями, взаимно исключающими одна другую. Напротив, именно их взаимодействие и определяет фенотип. Единственно правильным вопросом был бы следующий: в какой степени данный признак зависит от наследственности и в какой степени — от внешней среды?

Ответ на этот вопрос в значительной мере определяет признак, который нас интересует. Для небольшого числа признаков (например, цвет глаз) действительно кажется справедливым, что они целиком зависят от наследственности. Значительно реже встречаются признаки, которые, видимо, всецело определяются внешней средой. Огнестрельная рана — это, несомненно, результат внешнего воздействия, но раненый человек, возможно, ввязался в ссору по причине задиристого нрава, полученного по наследству. Более того, быстрота выздоровления человека после ранения зависит от его физического сложения, которое в свою очередь частично определяется наследственностью. Между этими крайними примерами лежит подавляющее большинство признаков, которые определяются совместным действием внешней среды и наследственности. Рассмотрим несколько примеров.

Своеобразная окраска гималайского кролика (белая с черным, см. рис. 24) обусловлена действием гена. Если молодых гималайских кроликов выращивать в инкубаторе, то они становятся целиком белыми, без характерных черных участков шерсти. Наоборот, если у гималайского кролика выщипать белые волосы и на голом участке кожи поддерживать низкую температуру, то вновь вырастающие волосы оказываются черными. Таким образом, ген гималайской окраски непосредственно не вы-

зывает появления черных и белых волос. Он определяет особую реакцию волос на температурные воздействия: при низкой температуре тела (как и в случае искусственного охлаждения некоторых участков кожи) волосы вырастают черными, а при высокой температуре остаются белыми.

В главе IX мы познакомились с тем, что один и тот же аномальный ген у разных индивидуумов может вызывать нарушения, выраженные в различной степени, а у некоторых может вообще не проявляться. Такая нестабильность проявления генов, определяющих наследственные аномалии у человека, — скорее правило, чем исключение. Обычно это определяется влиянием внешней среды, которая может оказывать свое действие еще до рождения ребенка, так как утроба матери для развивающегося младенца — уже внешняя среда.

Иногда существование аномального гена может оставаться неизвестным до тех пор, пока он не проявится вследствие воздействия особых внешних условий. В ходе последней войны в страны Дальнего Востока были завезены новые лекарства против малярии. Позднее обнаружилось, что некоторые люди не могут их принимать, так как они вызывали тяжелую форму анемии, в то время как для других препараты оказались совершенно безвредными. Установлено, что различные реакции обусловлены ранее неизвестным геном, сцепленным с полом.

Большинство количественных признаков (см. главу IX) в значительной степени зависят от внешней среды. Генотип устанавливает пределы, в которых может протекать развитие организма; внешние факторы определяют развитие в рамках, установленных генотипом. Собака, которую хорошо кормили, будет крупнее собаки, которую содержали впроголодь. Но голодающий щенок эльзасской породы все же вырастет в более крупную собаку, чем закормленный щенок терьера.

Разные породы крупного рогатого скота и отдельные коровы каждой породы различаются генотипами, определяющими удои молока. Однако при плохом корме корова с хорошим генотипом может давать меньше молока, чем корова, у которой генотип хуже, но которая содержится в хороших условиях. Для скотоводства это обстоятельство создает известные трудности. Важно знать, какие коровы имеют лучший генотип, так как по наследству передаются только гены (см. главу IX), но отнюдь

не признаки, которые определяются внешней средой. Отделить действие генотипа от влияния внешней среды при формировании количественных признаков — одна из самых важных (но в то же время и самых трудных) задач, стоящих перед селекционерами.

Гены, так же как и внешние влияния, определяют общее развитие ребенка и его успехи в учебе. Слабоумный извлекает очень мало пользы даже из самого хорошего образования, а человек, рожденный с гениальными задатками, обычно достигает многого без сколько-нибудь ощутимой посторонней помощи. Но для большинства детей домашнее окружение, школьное образование и их собственные усилия определяют, насколько их достижения приблизятся к верхнему пределу их врожденных способностей.

Близнецы — это тот природный материал, предоставленный генетикам, на котором лучше всего изучать взаимодействие генотипа и внешней среды.

Как вы, вероятно, знаете, близнецы бывают двух типов. Обыкновенные (или братские) близнецы похожи друг на друга не более чем обычные братья и сестры; нередко один из них — мальчик, а другой — девочка. Такие близнецы рождаются в тех случаях, когда у женщины происходит оплодотворение сразу двух яйцеклеток; родственные отношения близнецов этого типа подобны отношениям щенят одного помета. Близнецы другого типа всегда бывают одного пола, и они столь похожи друг на друга, что даже родители различают их с трудом (фото X). Такие близнецы называются идентичными. Они возникают, если уже оплодотворенная яйцеклетка делится на две клетки, каждая из которых развивается в целый организм. Они представляют собой как бы две половины того, что должно было бы стать одним индивидуумом, а поскольку все клетки любого индивидуума несут одинаковые гены, то идентичные близнецы имеют тождественные генотипы (рис. 42).

Это и есть исключение из того положения, которое было сформулировано в конце главы XVII.

По тем признакам, которые всецело определяются генотипом (например, пол или цвет глаз), идентичные близнецы всегда сходны. Вероятно, две пары близнецов в родословной по многопалости (см. рис. 18, глава VII) являлись идентичными, так как в каждом случае они были одного пола, и в то время как близнецы одной пары

страдали многопалостью, близнецы другой пары не имели этого дефекта.

Любые различия у идентичных близнецов всегда обусловлены воздействиями окружающих условий. Так, образование веснушек вызывается действием гена (см. задание к главе IX), и идентичные близнецы или бывают оба с

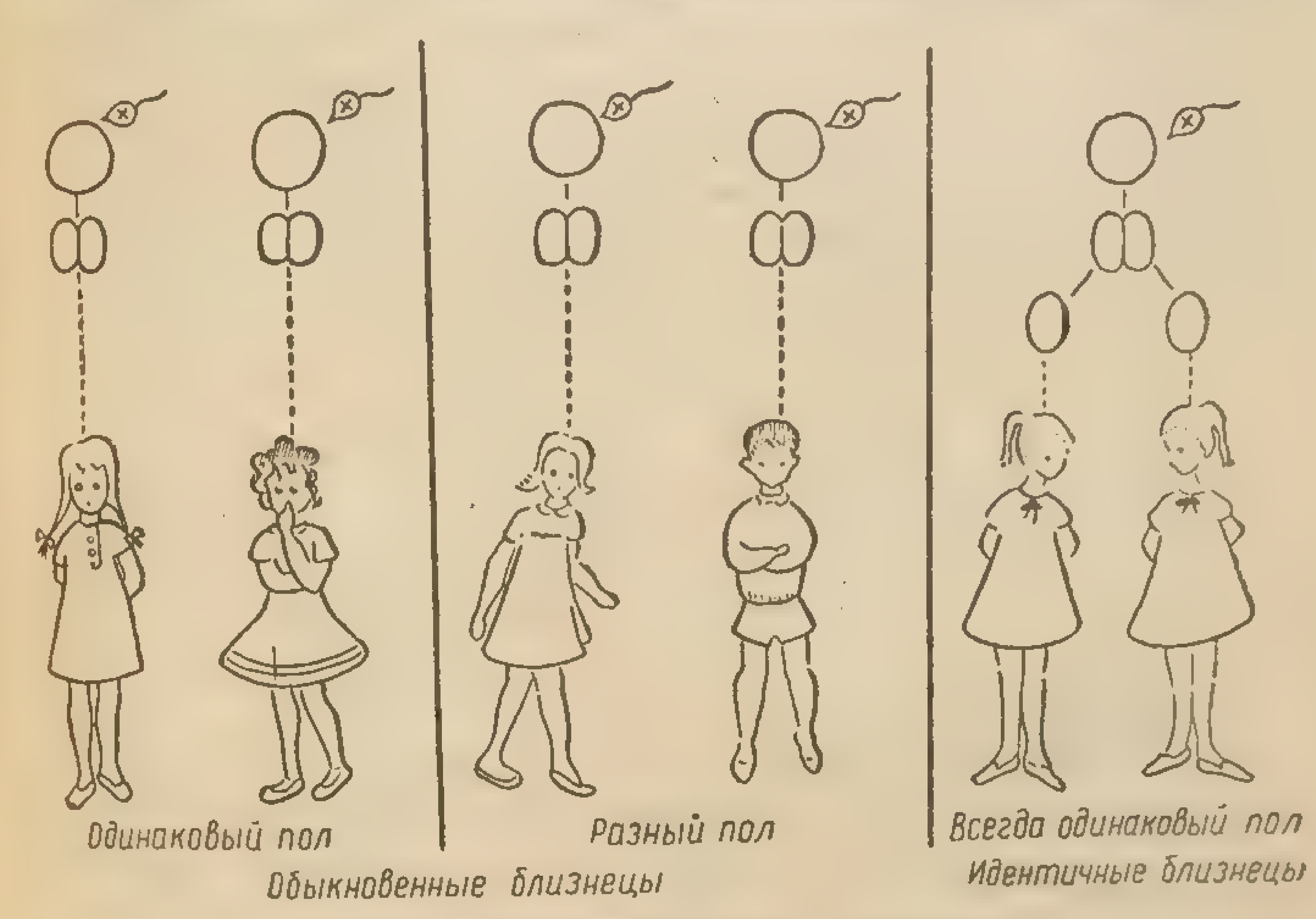


Рис. 42. Различные типы близнецов.

веснушками, или оба без веснушек. Но количество веснушек зависит от солнечного света, и если один из близнецов часто бывает на воздухе, а другой редко днем выходит из дома, то у первого будет много ярких веснушек, а у второго они будут мало заметны.

Чем сильнее признак зависит от наследственности, тем больше идентичные близнецы похожи друг на друга по этому признаку. Чем сильнее он зависит от внешней среды, тем больше могут различаться идентичные близнецы. Самые большие различия между ними будут при условии их воспитания в разных домах; однако случаи их раздельного воспитания встречаются редко. В общем, идентичные близнецы воспитываются в столь одинаковых условиях, что может возникнуть вопрос, не является ли это главной причиной их сходства. Сравнение с обыкновенными близнецами может помочь ответить на этот вопрос. Обыкновенные близнецы, как и идентичные, растут

в одном и том же доме и в одно и то же время. Поэтому влияние внешней среды на различия между обыкновенными близнецами сопоставимо с ее влиянием на различия между идентичными близнецами. Возможность этих сравнений показана в табл. 18.

ТАБЛИЦА 18

Близнецы	Наследственность	Внешняя среда
Обыкновенные, росшие вместе	Разная	Одинаковая
Идентичные, росшие вместе	Одинаковая	»
Идентичные, росшие порознь	»	Разная

Различие между обыкновенными и идентичными близнецами, росшими вместе, определяется главным образом разной наследственностью. Различие между идентичными близнецами, росшими вместе, и идентичными близнецами, росшими порознь, полностью определяется разными окружающими условиями. Если по какому-то признаку обыкновенные близнецы отличаются друг от друга больше, чем идентичные, росшие вместе, то можно сделать вывод, что этот признак, по крайней мере частично, зависит от наследственности. Если по какому-либо признаку идентичные близнецы, росшие порознь, отличаются друг от друга больше, чем идентичные, росшие вместе, то можно заключить, что этот признак находится под влиянием внешней среды. В тех случаях, когда есть возможность сравнивать все три типа близнецов, можно оценить, в какой степени признак зависит от наследственности и в какой — от внешней среды.

Рассмотрим, как практически используется близнецовый метод. Американские ученые исследовали 50 пар идентичных близнецов, росших вместе, 20 пар идентичных близнецов, росших порознь, и 52 пары обыкновенных близнецов. Среди изученных признаков были рост, вес и умственные способности. Последний признак оценивался по так называемому показателю интеллигентности. По каждому из этих трех признаков исследователи сначала определяли различия между членами каждой из 122 пар близнецов, и затем получали усредненные данные по каждой из трех групп. Например, среднее различие в весе между обыкновенными близнецами является

суммой различий в весе между членами каждой из 52 пар, деленной на 52. Другие средние показатели вычислялись таким же образом. Полученные результаты представлены в табл. 19.

ТАБЛИЦА 19

Близнецы	Средние различия между членами пары близнецов		
	Вес, *кг*	Рост, *см*	Умственные способности («показатель интеллигентности»)
Обыкновенные, росшие вместе	4,0	4,4	9,9
Идентичные, росшие вместе	1,6	1,7	5,9
Идентичные, росшие порознь	4,0	1,8	8,2

Какие выводы можно сделать из этой таблицы? Прежде всего видно, что по всем трем признакам обыкновенные близнецы отличаются друг от друга больше, чем идентичные, росшие вместе. Это говорит о том, что все три признака зависят от генотипа. Однако не только от него. Внешняя среда также играет роль, поскольку в противном случае идентичные близнецы вовсе не отличались бы друг от друга. И, наконец, сопоставление идентичных близнецов, росших вместе, с идентичными близнецами, росшими порознь, дает некоторое представление об относительной роли наследственности и внешней среды в определении каждого признака. Раздельное воспитание приводило к значительно большим различиям в весе и умственных способностях, но не оказывало почти никакого влияния на рост. Исходя из этого можно заключить, что рост зависит главным образом от наследственности, а вес и умственные способности определяются примерно в равной степени наследственностью и внешней средой.

ВЫВОДЫ

1. Каждый фенотип является результатом взаимодействия генотипа и внешней среды.

2. Только небольшое число признаков определяется исключительно генотипом. Еще меньшее число признаков определяется исключительно внешними влияниями. Для подавляющего большинства признаков генотип оп-

ределяет пределы, в которых внешняя среда может видоизменять фенотип.

3. Человек подвергается всевозможным влияниям внешней среды, включая образование, взаимоотношения с другими людьми и даже усилия, которые он прикладывает для развития собственных способностей.

4. Исследование близнецов — это метод, позволяющий оценить относительную роль генотипа и внешней среды в формировании признаков человека.

5. Идентичные близнецы развиваются из одной оплодотворенной яйцеклетки. Обыкновенные, или братские, близнецы развиваются из двух оплодотворенных яйцеклеток и являются братьями и сестрами, рожденными одновременно. Идентичные близнецы имеют одинаковые генотипы; они всегда одного пола. Братские близнецы имеют разные генотипы; они могут быть разного пола.

6. Когда близнецы растут вместе, окружающие условия для каждого из них очень сходны. Признак, по которому братские близнецы отличаются друг от друга больше, чем идентичные близнецы, по крайней мере частично определяется наследственностью.

7. Идентичные близнецы, растущие порознь, находятся в разных условиях. Признак, по которому идентичные близнецы, росшие порознь, отличаются друг от друга в большей степени, чем идентичные близнецы, росшие вместе, по крайней мере частично определяется внешней средой.

Задание

Изучение близнецов широко используется для оценки роли наследственности в возникновении аномалий и заболеваний у человека. Данные табл. 20 взяты из таких исследований. Они касаются

ТАБЛИЦА 20

Аномалии или заболевания у одного из близнецов	Количество случаев тех же аномалий или заболеваний у другого близнеца, %	
	Идентичные близнецы	Обыкновенные близнецы
Косолапость	32	3
Рахит	88	22
Корь	95	87
Скарлатина	64	47
Туберкулез	74	28

случаев, когда один из близнецов имел какой-то дефект или перенес заболевание, и показывают, насколько часто другой близнец имел ту же аномалию или перенес то же заболевание. Каждое исследование проводилось на очень большом числе пар близнецов обоих типов. Все близнецы воспитывались вместе.

1. Какая из этих аномалий (или заболеваний) в наибольшей степени зависит от генотипа?

2. Для каких случаев влияние генотипа оказывается сомнительным?

3. Попытайтесь расположить эти аномалии и заболевания в таком порядке, который соответствовал бы последовательному снижению роли наследственности.

XIX. МУТАЦИЯ

Одним из самых замечательных свойств генов является их стабильность. Гены передаются от одной клетки к другой и из поколения в поколение, оставаясь неизменными. Ген, обусловивший рыжий цвет ваших волос или курносый нос, быть может, дошел до вас в неизмененном виде от какого-то предка, жившего сотни лет назад.

Однако гены не абсолютно неизменимы. Очень редко в одной из миллиона или из сотни миллионов клеток ген может претерпевать химическое изменение или может произойти какая-либо ошибка в митозе, так что один из вновь образовавшихся генов окажется не строгой копией исходных. В любом случае измененный или, иначе говоря, *мутантный ген* образуется в результате процесса, называемого *мутацией*. Мутантный ген столь же стабилен, как и исходный, и передается от клетки к клетке и из поколения в поколение до тех пор, пока он снова не изменится в процессе другой мутации. Все разнообразные аллели, с которыми мы имели дело в предыдущих главах, возникли благодаря мутациям, как правило, из их нормальных аллелей дикого типа. Так, у дрозофилы в итоге мутации сцепленного с полом гена, участвующего в определении формы крыла, возник ген, вызывающий уменьшенные крылья (см. главу XVII). У человека гены глухоты возникли путем мутирования генов, определяющих нормальный слух. В серии множественных аллелей один мутантный аллель скорее может возникнуть из другого мутантного аллеля, чем из гена дикого типа. Ген, вызывающий альбинизм (*c*) у кроликов, может возникнуть путем мутирования аллеля дикого типа (*C*) или мутантных аллелей c^{ch} или c^{H} (см. главу X).

Мутация всегда происходит сначала только в одной клетке, которая называется *мутантной*. При делении первой мутантной клетки ген передается двум дочерним клеткам, а эти клетки, в свою очередь, передают его своему потомству. У растений мутация, возникшая в клетке, которая дает начало почке, может привести к образованию целой ветки, состоящей из мутантных клеток. Именно



таким образом возникают так называемые спорты (рис. 43). Спорты можно размножать черенками или отводками. Можно ли их размножать семенами, зависит от того, из каких клеток (мутантных или не мутантных) образовались семена.

Но не каждую мутацию можно обнаружить. Для того чтобы дать видимый эффект, мутация должна произойти в клетке соответствующего типа. Например, мутация



Рис. 43. Обычная груша (слева) и два разных почечных мутанта (спорта).

цвета глаз, возникшая в клетке печени или сердца, не проявится. Однако даже если мутация возникла в клетке соответствующего типа, она может остаться необнаруженной, если мутантный ген рецессивен по отношению к исходному гену. Предположим, что ген B, определяющий карие глаза, мутирует к своему рецессивному аллелю голубых глаз (b) на стадии эмбрионального развития, и мутантные клетки принимают участие в формировании одного глаза. Если эмбрион имеет генотип BB, то мутантный глаз будет с генотипом Bb и останется карим. Если эмбрион имеет генотип Bb, мутантный глаз окажется с генотипом bb и, следовательно, будет голубым. Иногда наличие голубого и карего глаза у одного и того же индивидуума, вероятно, обусловлено этим процессом.

Мутантный ген передается потомству только в случае, если его несут также и половые клетки. Это подводит нас к мутациям в половых клетках. Такие мутации не затрагивают организм, в котором они впервые возникли, но они могут проявиться у его потомства. Доминантная мутация, т. е. мутирование к доминантному аллелю, может проявиться у первого же потомка, получившего с яйцеклеткой или сперматозоидом мутантный ген. «Пла-

тиновый» мех серебристой лисицы обусловлен доминантным геном. Первым животным с таким типом меха был Монс — серебристая лисица, родившаяся на одной норвежской ферме. Его родители были обыкновенными серебристыми лисицами, и поскольку ген платиновой окраски является доминантным, ни один из них не мог быть гетерозиготным по этому гену. Несомненно, ген платиновой окраски возник благодаря мутации или в яйцеклетке, или в сперматозоиде, из которых и начал свое развитие Монс (рис. 44).

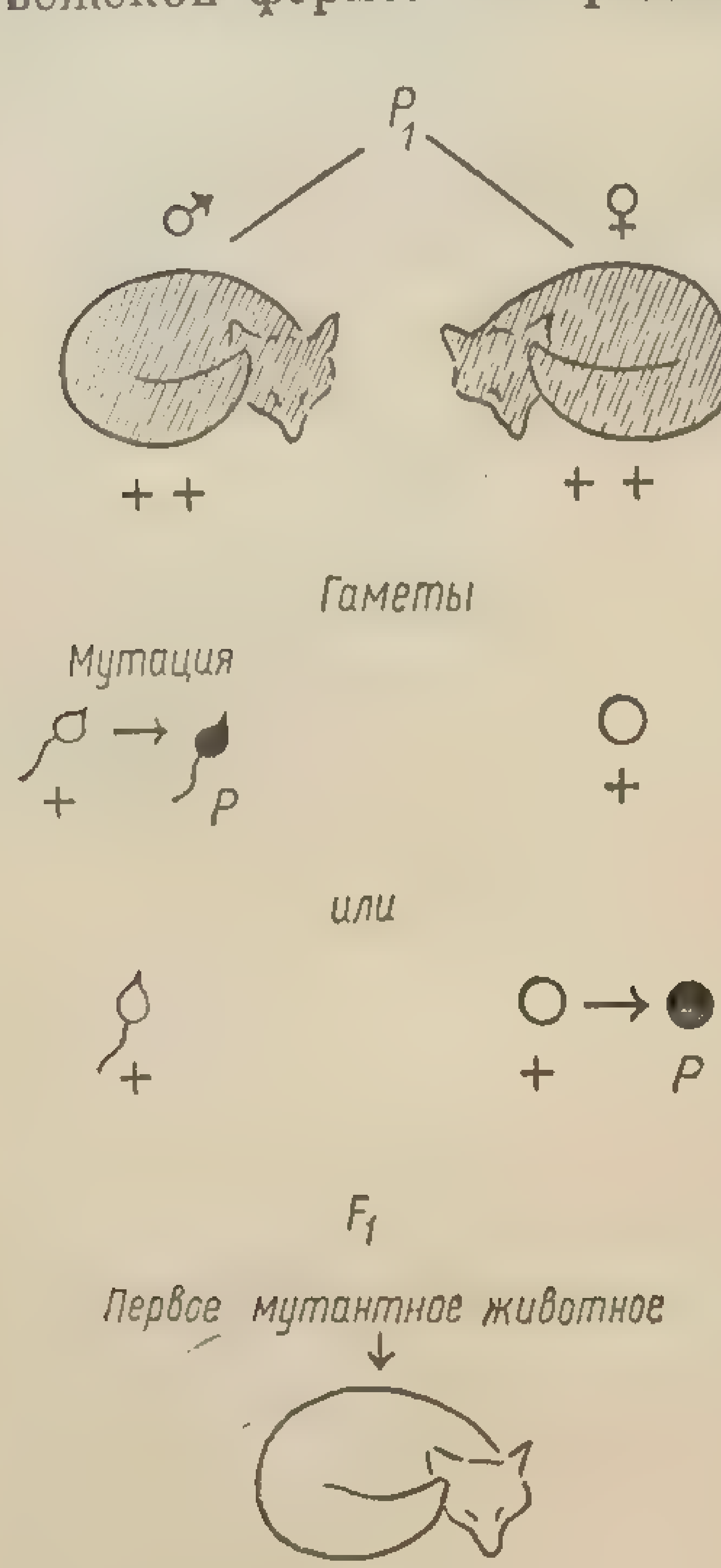
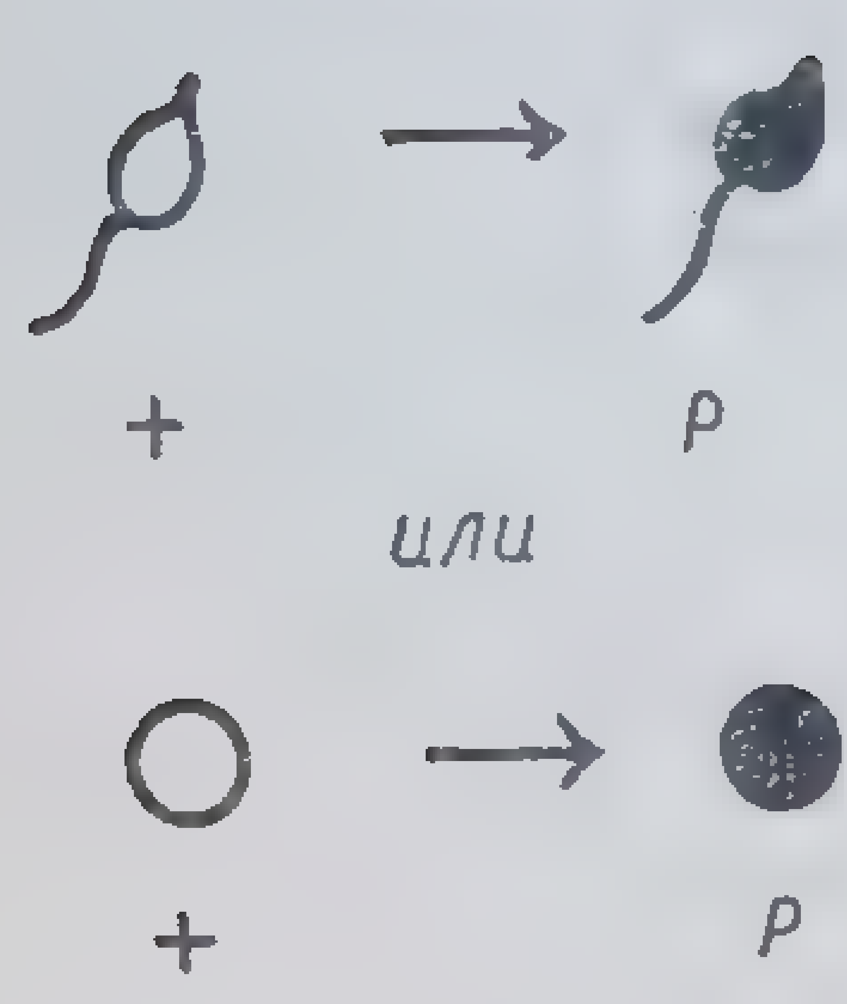
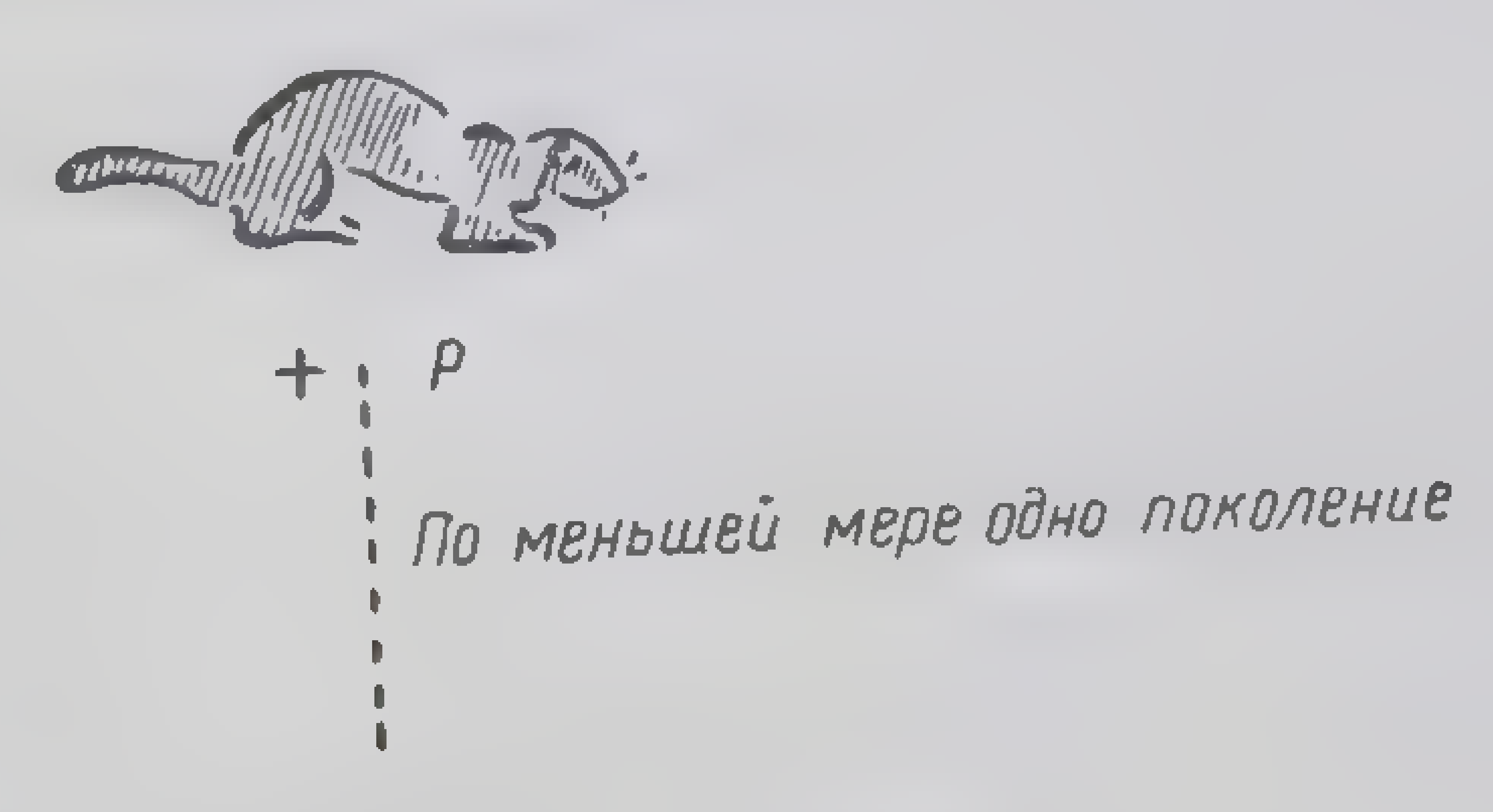


Рис. 44. Проявление новой мутации — платиновой окраски меха у серебристой лисицы. Доминантная аутосомная мутация. *P* — ген платиновой окраски меха.

Рецессивная мутация, т. е. мутирование к рецессивному гену, имеет совершенно иную судьбу. Она может привести к появлению мутантного организма, если только мутантный ген находится и в яйцеклетке, и в сперматозоиде. Это может произойти спустя много поколений после того, как возникла мутация. У норки, как и у серебристой лисицы, особая светлая окраска меха называется платиновой. Однако в этом случае платиновая окраска вызывается рецессивным геном, и поэтому только гомозиготные по этому гену норки имеют платиновый мех. Впервые одна платиновая самка норки появилась в помете, состоящем в остальном из темных зверьков. Было обнаружено, что оба ее родителя являлись гетерозиготными и, наследовали мутантный ген от общего предка, у которого впервые произошла эта мутация. Сколько поколений прошло от момента этого события, установить невозможно (рис. 45).





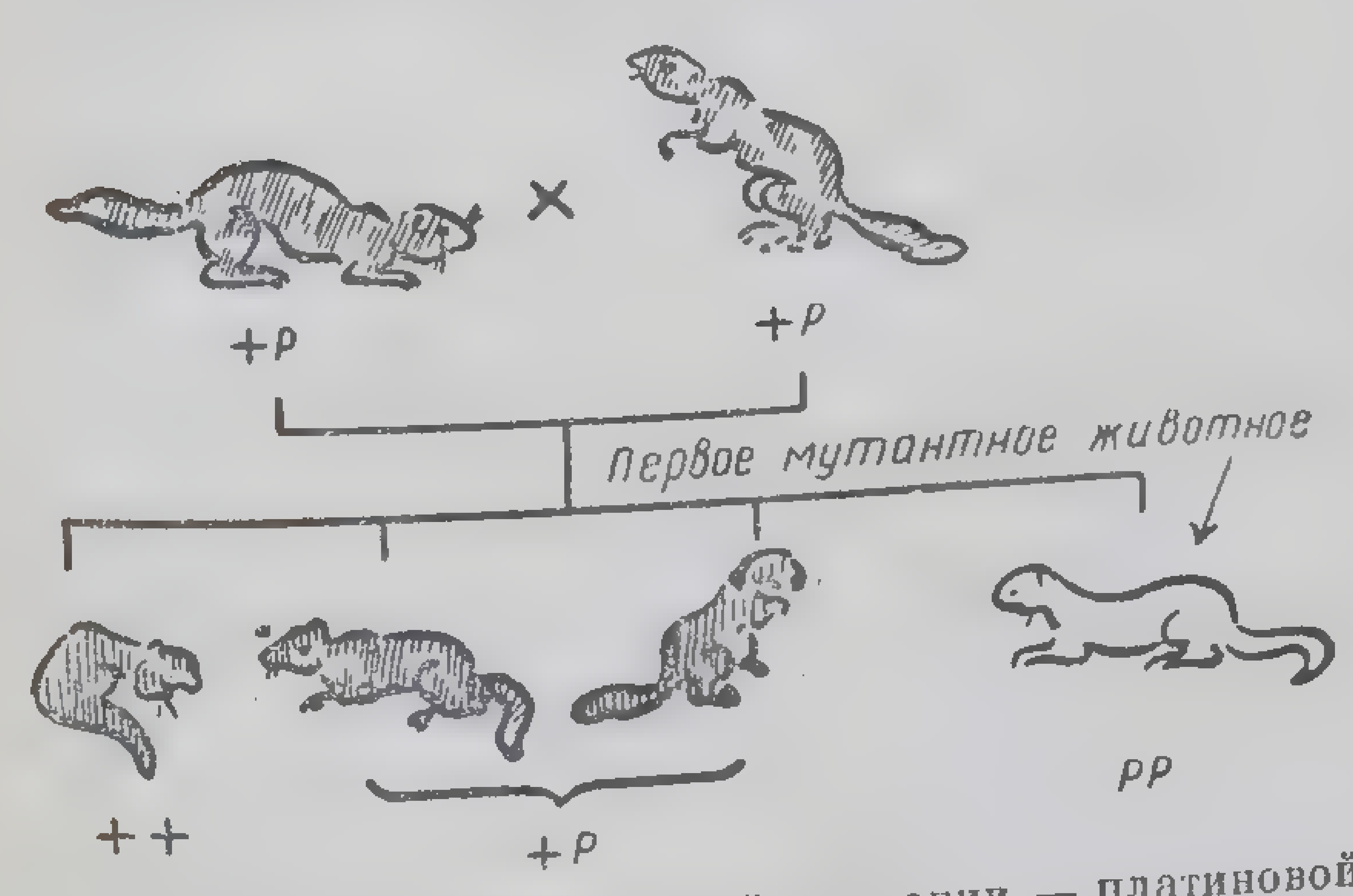


Рис. 45. Проявление новой мутации — платиновой окраски меха у норки. Рецессивная аутосомная мутация. *p* — ген платиновой окраски меха.

Рецессивные сцепленные с полом мутации у организмов гетерогаметного (XY) пола проявляются, как и доминантные мутации (см. главу XII). Поэтому они обнаруживаются раньше, чем рецессивные аутосомные мутации. У млекопитающих и дрозофилы рецессивная сцепленная с полом мутация проявляется у первого же самца, получившего мутантный ген от матери. Предположим, что в X-хромосоме сперматозоида дрозофилы происходит мутация к белоглазости (*w*). Яйцеклетка, оплодотворенная этим сперматозоидом, разовьется в гетерозиготную самку (см. главу XI), несущую новый мутантный ген *w*. Поскольку ген *w* рецессивен (см. главу XII), она будет с красными глазами. Однако мутация проявится у ее сыновей, половина которых будет иметь белые глаза (рис. 46).

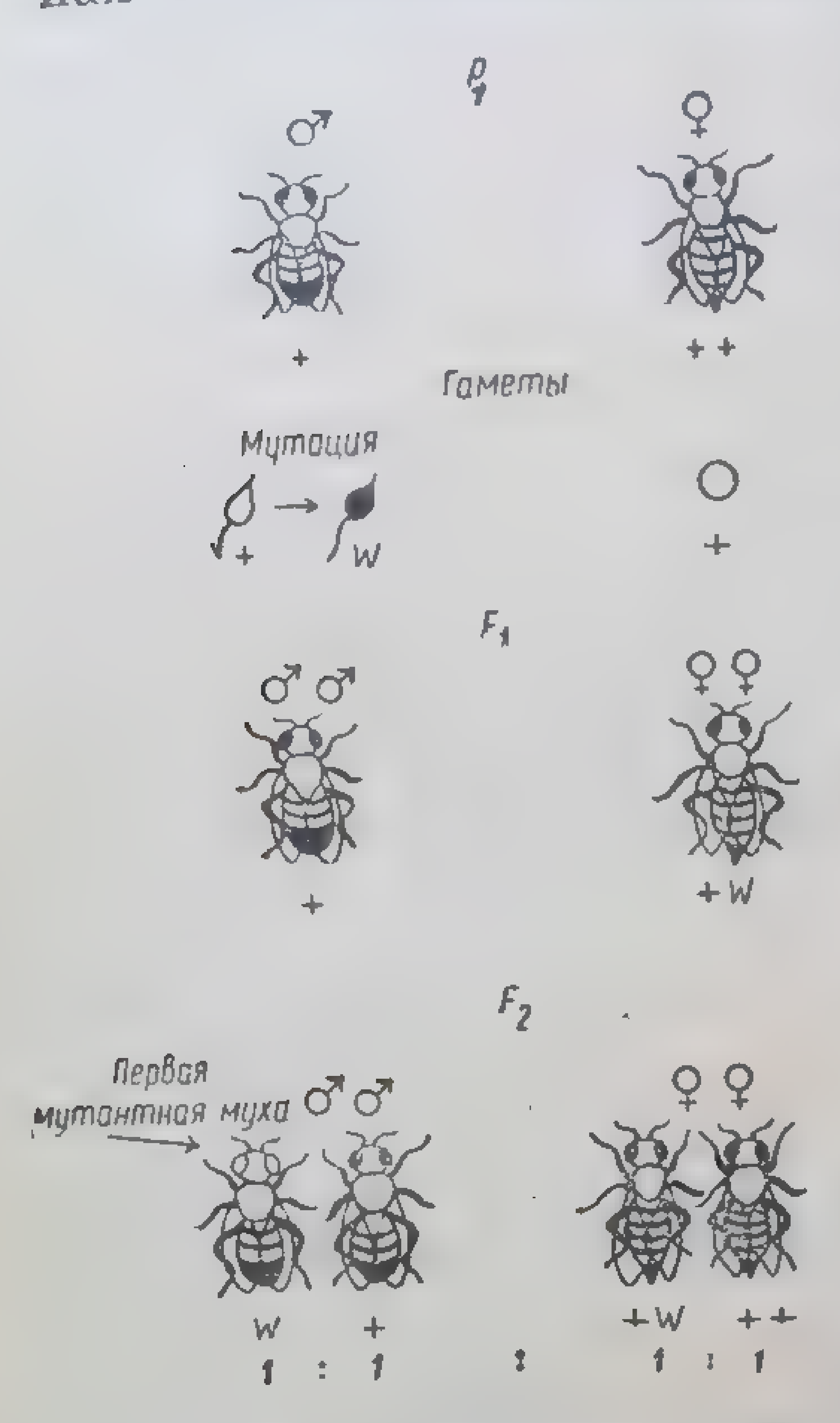


Рис. 46. Проявление новой мутации — белых глаз у дрозофилы. Рецессивная, сцепленная с полом мутация. *w* — ген белой окраски глаз.

Мы не знаем многого о том, каким путем возникают мутации в природе. В лабораторных условиях их можно вызывать разными способами, например воздействием рентгеновских лучей и некоторых химических веществ. Большинство мутаций вредно действуют на организм; многие из них летальны (см. главу X). Это нетрудно понять. Для развития и нормального функционирования организма все его гены должны гармонично взаимодействовать. Любое изменение в одном из генов скорее всего окажется изменением к худшему. Представьте себе, что в часах сломалась одна шестеренка. Часовщик, которому принесли часы для починки, наугад выбирает новую деталь из кучи шестеренок самых разнообразных размеров и форм. Ясно, что после такого ремонта часы скорее всего не будут ходить и могут даже прийти в полную

негодность. Самый сложный часовой механизм проще самого примитивного организма. Для того чтобы работал часовой механизм, может потребоваться всего несколько десятков взаимосвязанных деталей. Для развития же и жизни организма необходимо взаимодействие многих тысяч генов. Любое случайное изменение в одном из генов, вероятнее всего, окажется вредным. Именно поэтому генетики всего мира встревожены испытанием ядерного оружия, так как выпадающие при этом радиоактивные осадки, как и рентгеновские лучи, вызывают мутации.

Многие имеют неверное представление о том, в чем именно заключается генетическая опасность радиации. Они полагают, что люди, подвергнувшиеся радиации, могут сильно пострадать сами или иметь слабоумных детей. Это неправильно. Если мышей или мух облучают большими дозами рентгеновских лучей, то очень малое число их непосредственных потомков рождается с камими-либо дефектами или же пораженных особей вообще не бывает. Даже у людей, переживших ужасные взрывы атомных бомб в Японии, пораженные дети рождаются немногим чаще, чем у остальных японцев. Пораженные дети рождались только у женщин, которые уже были беременны, когда произошли взрывы. Эти дети, находясь в утробе матери, сами подверглись действию радиации. Дефекты, которые у них возникали, обусловлены воздействием внешней среды, и поэтому они не будут передаваться потомству (см. стр. 62).

Одной из причин того, почему даже в сильной степени облученные люди редко имеют пораженных детей, является то, что большинство мутаций рецессивны и проявляются только в последующих поколениях. Кроме того, мутации, вызывающие резко выраженные аномалии, такие, как слепота, глухота или слабоумие, сравнительно редки. Значительно чаще мутации оказывают незначительное вредное действие, особенно на количественные признаки, например на рост, невосприимчивость к инфекции или на умственные способности. Генетиков тревожит именно то, что повышенная радиация приводит к постепенному ухудшению в генетическом отношении в целом всего человечества, к ухудшению, которое проявится не только в увеличении числа детей с тяжелыми наследственными дефектами, но, главное — в общем физическом состоянии людей и в снижении их умственных способностей. При существующем уровне радиации прой-

дут столетия, прежде чем ее вредное действие проявится в полной мере. Многим такая опасность кажется поэтому не существующей. Для генетиков же, привыкших измерять время числом поколений, эта самая реальная опасность, за которую человечество несет ответственность перед будущими поколениями.

ВЫВОДЫ

1. Изменение гена называется *мутацией*. Измененный ген называется *мутантным*. Мутантный ген является аллеломорфом того гена, из которого он образовался в результате мутации.

2. Мутация к доминантному гену называется доминантной мутацией. Мутация к рецессивному гену называется рецессивной мутацией.

3. Доминантная мутация проявляется в первом же индивидууме, несущем мутантный ген.

4. Рецессивная мутация может не проявляться в течение многих поколений. Такая мутация проявляется только в гомозиготном организме.

5. Рецессивная сцепленная с полом мутация проявляется у первого же самца (млекопитающие, дрозофила), несущего мутантный ген.

6. Мутации в естественных условиях происходят редко. Их можно вызывать искусственно рентгеновскими лучами и некоторыми химическими веществами.

7. Мутации обычно вредны для организма, ибо они, как правило, нарушают гармоничное взаимодействие генов, определяющих нормальное развитие.

8. Генетическая опасность радиоактивных осадков заключается в том, что они вызывают мутации.

XX. ДЕСЯТЬ ЗАНИМАТЕЛЬНЫХ ВОПРОСОВ

I. Скрещивание черных спаниелей с кличками Ровер и Пегги дало следующий помет: два черных самца Джет и Блэки, один рыжий самец Брюс, две черные самки Джуди и Бэтти, одна рыжая самка Рода.

Когда щенята выросли, их скрестили между собой и получили следующие пометы:

Джет × Рода = семь черных щенят,

Брюс × Джуди = три рыжих и четыре черных щенка,

Блэки × Бэтти = один рыжий щенок и четыре черных.

1. Какой аллель доминантен — черный или рыжий? Выберите обозначения для этих аллелей

2. Каковы генотипы у собак, имеющих указанные клички?

3. Есть ли среди потомства щенята с неопределенным генотипом?

4. Какое потомство ожидается от скрещивания Брюса и Роды? Ровера и Бэтти? Ровера и Роды?

II. Рис. 47 и 48 — это родословные семей с двумя аномалиями: особый тип карликового роста (см. рис. 47) и один из типов слабоумия (см. рис. 48). Оба дефекта вызываются редкими генами, проявляющими свое действие независимо от внешней среды.

1. Являются ли эти гены доминантными или рецессивными?

2. Как вы думаете, могут ли родиться пораженные дети от брака между:

а) Джеймсом и Агнессой?

б) Джеймсом и девушкой, не состоящей с ним в родственных отношениях?

в) Агнессой и мужчиной, не состоящим с ней в родственных отношениях?

г) Фрэдом и Сарой (к пунктам а—г, рис. 47)?

д) Фрэдом и женщиной, не состоящей с ним в родственных отношениях?

е) Сарой и мужчиной, не состоящим с ней в родственных отношениях (к пунктам д и е, рис. 48)?

III. Платиновая окраска меха у серебристых лисиц обусловлена доминантным геном, возникшим в результате мутации у одного самца, содержавшегося на одной норвежской ферме (см. главу XIX). В течение первых лет с

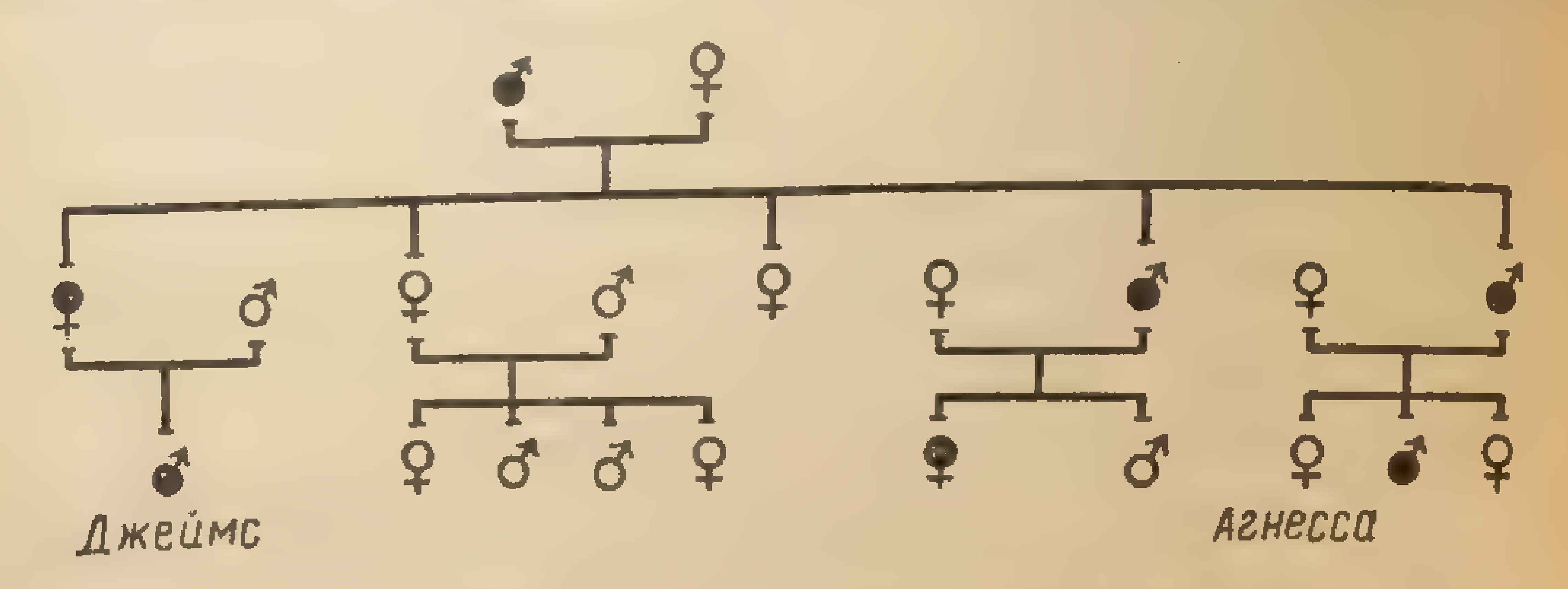


Рис. 47. Родословная, иллюстрирующая наследование карликовости.

платиновыми лисицами было проведено два типа скрещиваний.

Платиновая × серебристая: в каждом помете рождались и платиновые, и серебристые щенята; при объединении всех пометов оказалось, что щенята обоих типов рождались примерно с одинаковой частотой.

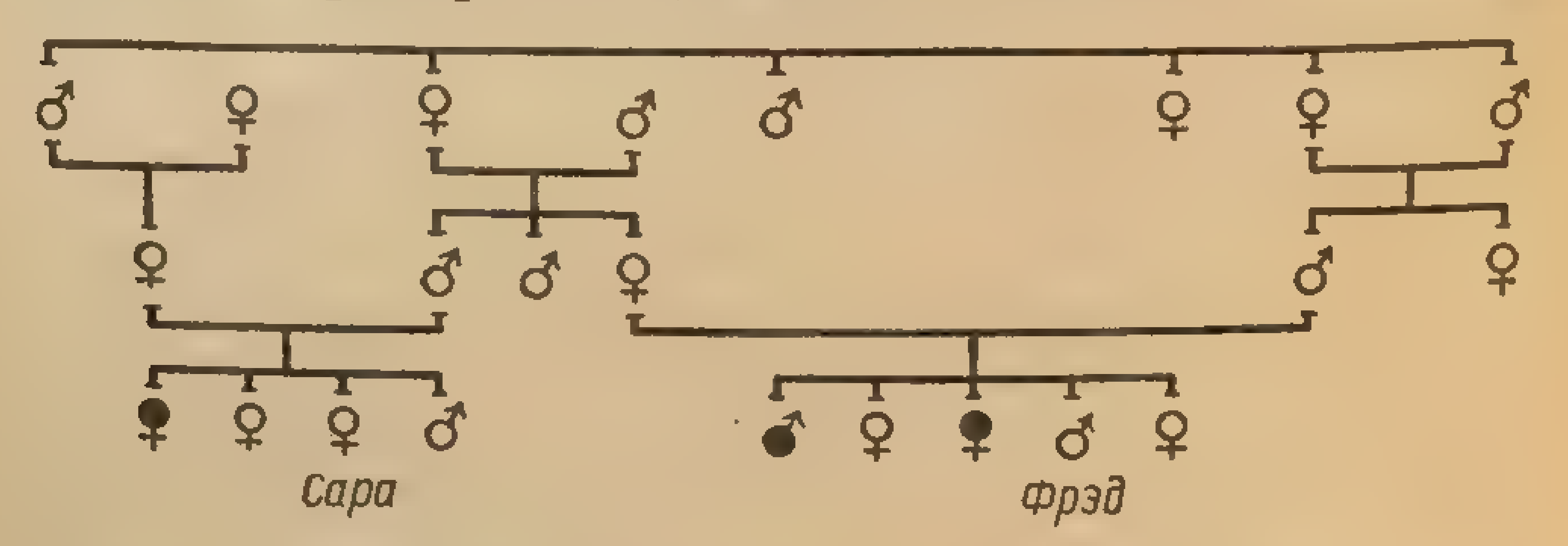


Рис. 48. Родословная, иллюстрирующая наследование слабоумия.

Платиновая × платиновая: потомство в 58 пометах состояло из 127 платиновых и 58 серебристых щенят.

1. Чем отличаются эти результаты от тех, которые вы ожидали бы в случае действия обычного доминантного гена?

2. Можете ли вы указать причину этих различий?

3. Что бы вы сказали человеку, разводящему серебристых лисиц, если бы он обратился за советом, как ему

получить чистопородную* линию платиновых лисиц?

IV. Среди линий дрозофил, культивируемых в лаборатории, была линия мух дикого типа и линия с зачаточными крыльями (рис. 49). Случайно мух этих двух линий смешали и обнаружили это только после того, как мухи дикого типа и мухи с зачаточными крыльями появились в обеих банках с культурами.

Как бы вы стали выводить: 1) чистопородную линию мух с зачаточными крыльями? 2) чистопородную линию мух дикого типа?

V. У дрозофилы зачаточные крылья и киноварные глаза обусловлены двумя аутосомными рецессивными генами *vg* и *st*, которые являются несцепленными**. Какие будут мухи F_1 и F_2 от следующих скрещиваний.

1. Самца с зачаточными крыльями и нормальными глазами с самкой, имеющей нормальные крылья и киноварные глаза?
2. От скрещивания, обратного скрещиванию в п. 1 (см. стр. 86)?
3. Самца дикого типа с самкой, имеющей зачаточные крылья и киноварные глаза?
4. От скрещивания, обратного скрещиванию в п. 3?

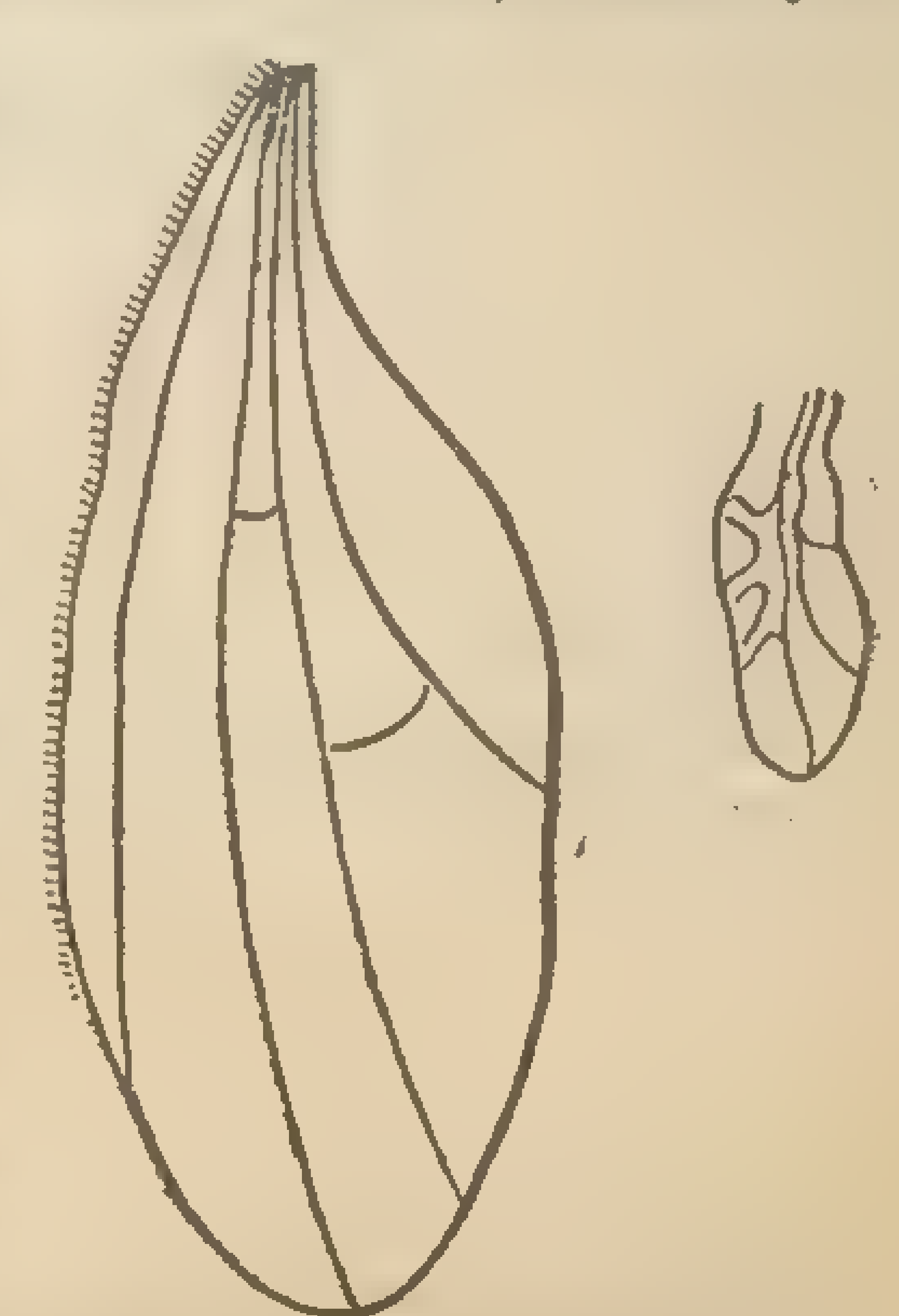


Рис. 49. Зачаточное крыло (справа), по сравнению с нормальным, у дрозофилы. Зачаточные крылья обусловлены рецессивным геном *vg*.

VI. Так называемые японские вальсирующие мыши имеют тенденцию бегать кругами; кроме того, они глухи.

---

* Чистопородной линией животных или растений является такая линия, в которой все представители каждого поколения имеют одинаковый фенотип, т. е. не отличаются друг от друга по данному признаку. В чистопородной линии платиновых лисиц все животные имели бы платиновый мех.

** Предполагается, что мухи, не имеющие мутантного признака, гомозиготны по нормальному аллелю. Таким образом, мухи дикого типа гомозиготны по нормальным аллелям обоих генов (*vg* и *st*), мухи с зачаточными крыльями гомозиготны по нормальному аллелю гена *st*, а мухи с киноварными глазами гомозиготны по нормальному аллелю гена *vg*. При ответе на эти вопросы не забудьте правила, сформулированные на стр. 97.

Эти аномалии обусловлены рецессивным аутосомным геном *v*.

В лабораторной линии мышей произошла мутация, которая привела к аномалиям того же типа. Было показано, что эти аномалии также обусловлены рецессивным аутосомным геном *ci*, который предварительно был назван кружащимся (*circler*).

Вальсирующий самец был скрещен с кружащимися самками. Ни у одного из мышат F_1 этих дефектов не было обнаружено.

1. Аллельны или неаллельны по отношению друг к другу эти два гена?

2. Запишите скрещивание формулами генотипов.

3. Какую часть мышат с дефектами* вы ожидаете получить в потомстве от скрещивания двух мышей F_1 и от скрещивания самки F_1 с ее отцом?

VII. Светло-коричневый тип попугайчиков-неразлучников известен любителям как коричный. Коричные самки были скрещены с нормальным (зеленым) самцом. F_1 состояло исключительно из зеленых птиц. В другой раз коричный самец был скрещен с зелеными самками. В F_1 самцы были зелеными, а самки — коричными.

1. Что вы можете сказать о гене, вызывающем коричную окраску?

2. Какие генотипы и фенотипы птиц F_2 можно ожидать от этих двух скрещиваний?

VIII. У лабораторных мышей коричная окраска шерсти и вальсирование обусловлены двумя рецессивными аутосомными генами *b* и *v*. Особый тип грубой шерсти, называемой «каракулем», определяется доминантным геном *Ca* Все три гена несцепленны.

Мышей, гетерозиготных по всем трем генам, скрещивают между собой. Чему равна вероятность получения

1) генотипов: *CaCavvbb*? *CacaVvBb*? *cacaVvbb*? *CacaVVBb*?

2) фенотипов: вальсирующей каракульской мыши с коричневой шерстью? Вальсирующей каракульской мыши с окраской шерсти дикого типа? Мыши дикого типа, т. е. не коричневой, не каракульской, не вальсирующей? Вальсирующей самки с коричневой гладкой шерстью?

---

* Вальсирующих и кружащихся мышей нельзя различить по фенотипу, и поэтому слова «с дефектами» относятся к любой из них.

IX. У дрозофилы уменьшенные крылья обусловлены сцепленным с полом рецессивным геном *m*. Учащийся провел четыре скрещивания:

1) нормальный ♂ × ♀ с уменьшенными крыльями;
2) ♂ с уменьшенными крыльями × нормальная ♀;
3) нормальный ♂ × гетерозиготная ♀;
4) ♂ с уменьшенными крыльями × гетерозиготная ♀;

Как обычно при работе с дрозофилой (см. главу XXI), родители были удалены после того, как из яиц вылупилось достаточное количество личинок. Несколько дней спустя учащийся заметил, что он забыл надписать сосуды с культурами. Когда появились мухи, он наугад пометил банки буквами *А*, *Б*, *В*, *Г* и проанализировал мух отдельно в каждой из них. Результаты анализа приведены в табл. 21.

ТАБЛИЦА 21

Банка	♂♂	♀♀
А	45 нормальных	53 нормальных
Б	23 нормальных, 20 с уменьшенными крыльями	20 нормальных, 21 с уменьшенными крыльями
В	25 нормальных, 21 с уменьшенными крыльями	50 нормальных
Г	49 с уменьшенными крыльями	57 нормальных

По этим данным учащийся смог установить родителей. Можете ли вы сделать то же самое?

X. Подергивание головой (shaker) является нервным заболеванием лабораторных мышей. Такие мыши делают резкие движения головой, часто бегают кругами и к тому же они глухие

Данное заболевание вызывается рецессивным геном *sh*. Этот ген находится в той же хромосоме, что и ген *c*, вызывающий альбинизм. Частота кроссинговеров между генами *sh* и *c* составляет около 4%.

1. Самки с подергивающейся головой были скрещены с самцами-альбиносами. Мыши F_1 были скрещены с мышами-альбиносами с подергивающейся головой, в результате получено 200 мышат. Сколько из них, по вашему

мнению, будет альбиносов с подергивающейся головой и сколько обычных альбиносов?

2. Самцы-альбиносы с подергивающейся головой, полученные от предыдущего скрещивания, были спарены с нормальными самками. Затем особей F_1 скрестили с мышами-альбиносами с подергивающейся головой и получили 200 мышат. Сколько из них, по вашему мнению, должно быть альбиносов с подергивающейся головой и сколько обычных альбиносов?

XXI. РЕКОМЕНДАЦИИ К ПРАКТИЧЕСКОЙ РАБОТЕ

Мышей можно купить в зоомагазине, но в этом случае их генотип обычно неизвестен, т. е. они могут оказаться гетерозиготными по каким-то генам. Черная или коричневая мышь может, например, быть гетерозиготной по гену, вызывающему альбинизм. С другой стороны, мыши-альбиносы гомозиготны или гетерозиготны по ряду неизвестных генов, определяющих окраску шерсти; эти гены проявятся в F_2* или в последующих поколениях. Незнание генотипа не позволяет точно предсказывать результаты опытов с купленными мышами, но в то же время это делает такие эксперименты более интересными и создает благоприятные возможности для проявления изобретательности при объяснении полученных результатов.

Для специальных целей мышей с известным генотипом можно получить в любом институте, где занимаются вопросами генетики. В этом случае следует помнить, что некоторые символы генов, использованные в настоящей книге, обычно не употребляются генетиками, и не надо удивляться, если, например, формула генотипа мыши с королевской шерстью и короткими ушами будет записана генетиком как *Re Re se se* вместо символа *RR ss*, используемого в данной книге.

Мышей можно держать практически в любой деревянной или металлической клетке. Им нужно немного опилок или гранулированного торфа для подстилки и немного бумаги, стружек или сена для устройства гнезда. (Вата не годится, так как в ней часто запутываются ноги мышат.) В качестве пищи можно использовать корм, продающийся специально для мышей, но вообще-то бывает достаточно сухарей или смеси разных круп. Кроме того, необходимо давать воду. Беременность, т. е. период времени, в течение которого мышата развиваются в утробе матери, продолжается от 18 до 20 дней. Не удивляй-

---

* Очевидно, в английском тексте опечатка, следует читать F_1.— *Прим. перев.*

тесь, если вы не обнаружите помета даже спустя 3 недели после того, как к самке был подсажен самец. Спаривание может произойти не сразу, да и не каждое спаривание приводит к появлению потомства. Иногда самка съедает своих новорожденных мышат или весь помет погибает. Заметив, что самка беременна, заглядывайте в эту клетку ежедневно.

Если вы хотите провести какое-либо определенное скрещивание, нужно быть уверенным, что данная самка еще не спаривалась с другим самцом, например с братом или с отцом. Чтобы исключить сомнения по этому поводу, изолируйте самку на неделю, прежде чем подсадить ее к самцу. Если она даст помет раньше чем через 18 дней, то вы будете знать, что это результат предыдущего спаривания. Самца и самку можно оставлять вместе до появления помета. Если вам не нужен второй помет от того же скрещивания, то самца следует отсадить до рождения мышат, так как сразу же после этого может произойти повторное спаривание.

Мышата сосут молоко примерно в течение 3 недель. После этого периода они едят ту же пищу, что и взрослые мыши. Приблизительно через 6 недель они становятся половозрелыми и могут спариваться между собой или со своими родителями. Если вы хотите предотвратить это, то отсадите молодых мышей от родителей и отделите самцов от самок не позже чем через 4 недели после их рождения. Пол у мышей определять легко. Вы можете научиться этому у любого человека, разводящего мышей. Молодых самцов можно держать в одной клетке при условии, что они непрерывно находятся вместе с момента рождения. Если их отсаживали, например, для спаривания, то снова помещать их вместе уже нельзя, так как в этом случае самцы обычно вступают в драку. Если вам нужно избавиться от мышей, умертвить их удобней всего в закрытом сосуде, наполненном парами эфира или углекислым газом.

Интересны следующие скрещивания.

1. *Альбинос × окрашенная.* При этом скрещивании следует помнить, что мыши-альбиносы могут нести разнообразные гены окраски и что парой признаков, по которым можно ожидать отношение 3 : 1 в F_2 и отношение 1 : 1 при возвратном скрещивании, окажутся альбинизм и наличие окраски (независимо от того, какая это окраска). Если в потомстве окажутся особи с белыми пятнами,

то это не имеет ничего общего с альбинизмом; такая пятнистость обусловлена генами, действие которых маскируется альбинизмом.

2. *Коричная* × *черная* (см. стр. 114). Это скрещивание хорошо иллюстрирует взаимодействие генов.

ДРОЗОФИЛА

Мух с известным генотипом можно получать из генетических лабораторий. Их высылают в специальных пробирках. Сразу же после получения мух следует пересадить в пробирки со свежим кормом. Вполне подходящими сосудами являются плоскодонные пробирки (7,5 × 2,5 *см*). Если вы хотите развести много мух, то лучше воспользоваться молочными бутылками, желательно с широким горлышком. Сосуды должны быть надежно заткнуты ватой, так как мухи могут проползать через самые незначительные щели. В качестве корма для мух можно использовать разнообразные смеси. Например, наиболее простой является такая смесь: 10 *г* измельченного агара, 11 *г* сушеных дрожжей, 75 *г* кукурузной муки, 65 *г* патоки и 710 *мл* воды.

Смешайте как следует все компоненты, доведите смесь до кипения и прокипятите ее примерно в течение 10 *мин*, прежде чем разлить по сосудам. В пробирках 7,5 × 2,5 *мм* слой корма должен быть немногим более 1 *см*, а в молочных бутылках — от 3,5 до 5 *см*. После того как корм остынет, добавьте сверху несколько капель взвеси из живых дрожжей. Ножом или пинцетом погрузите в корм кусочек чистой фильтровальной бумаги или ткани, чтобы собрать лишнюю влагу. Затем заткните сосуд ватой. Не используйте корм, пока он надлежащим образом не просохнет, так как иначе к нему будут прилипать мухи.

Самки откладывают яйца на поверхность корма. Если яйца рассматривать невооруженным глазом, то они кажутся мелкими белыми точками Под микроскопом же видно, что каждое яйцо имеет два отростка, которые не позволяют ему погружаться в мягкий корм. Личинки развиваются в яйцах и выходят из них примерно через сутки. Они дважды линяют, все время продолжая расти. Интенсивно потребляя корм, личинки оставляют в нем многочисленные ходы, подобно ходам земляных червей в почве. Еще через 4 дня они перестают питаться, выбираются на поверхность корма и превращаются в «кукол-

ки», напоминающие коконы бабочек или моли. Под плотной оболочкой куколки личинка превращается в муху, которая вылетает не раньше чем через 5 дней. Только что вылетевшие мухи имеют более светлую окраску, чем старые. Крылья у них сложены таким образом, что учащиеся нередко принимают их за мутантные.

Продолжительность всего жизненного цикла (от откладки яйца до появления мухи) в большой степени зависит от температуры. При 25° С весь цикл занимает около 10 дней, при 15° С — около 18 дней. При постановке экспериментов наиболее подходящей является температура 20—25° С, но поддерживать основные культуры мух можно и при более низкой температуре. Температуры ниже 10° С и выше 28° С следует избегать, так как при этом мухи становятся бесплодными или погибают.

При выращивании в сосуде слишком большого числа мух корм становится разжиженным и мягким. Куколки и мухи тонут в нем, и мух бывает трудно вытрясти из сосуда, не повредив корм. Кроме того, личинкам в перенаселенной культуре нехватает пищи, и они развиваются в мелких мух. Именно поэтому необходимо избегать перенаселения. Для этого в каждый сосуд следует сажать ограниченное число мух и удалять их до того, как они отложат слишком много яиц. В бутылки можно сажать до 10—12 пар мух, а в пробирки не более 3. Родителей нужно уничтожать или пересаживать в новые сосуды до того, как личинки начнут выползать из корма для окукливания. Если, несмотря на эти предосторожности, корм все же становится разжиженным, его можно сделать более твердым с помощью фильтровальной бумаги или ткани.

При небольшом навыке мух легко пересаживать из одного сосуда в другой, практически не выпуская их. Основной прием заключается в том, чтобы легким постукиванием сосуда о мягкую поверхность (вроде записной книжки или сложенного полотенца) сбросить мух на дно сосуда. Вынув пробку, переверните сосуд с мухами над другим открытым сосудом и стряхивайте в него мух легкими ударами. Старайтесь не вытряхнуть корм, что бывает при сильных ударах. Пересаживая мух из бутылки в пробирку (или наоборот), пользуйтесь воронкой.

Если нужно рассмотреть отдельных мух, то их прежде всего следует усыпить эфиром. На рис. 50 изображены две простые «морилки». Первую из них (см. рис. 50, *а*)

можно использовать только при культивировании мух в пробирках, а вторую (см. рис. 50, *б*) — при культивировании как в пробирках, так и в бутылках.

Морилка, показанная на рис. 50, *а*, состоит из пробирки с корковой пробкой. С внутренней стороны пробки высверливается углубление. Вату завертывают в марлю, концы которой туго заправляют в просверленное углубление, так что вата оказывается прикрепленной к пробке.

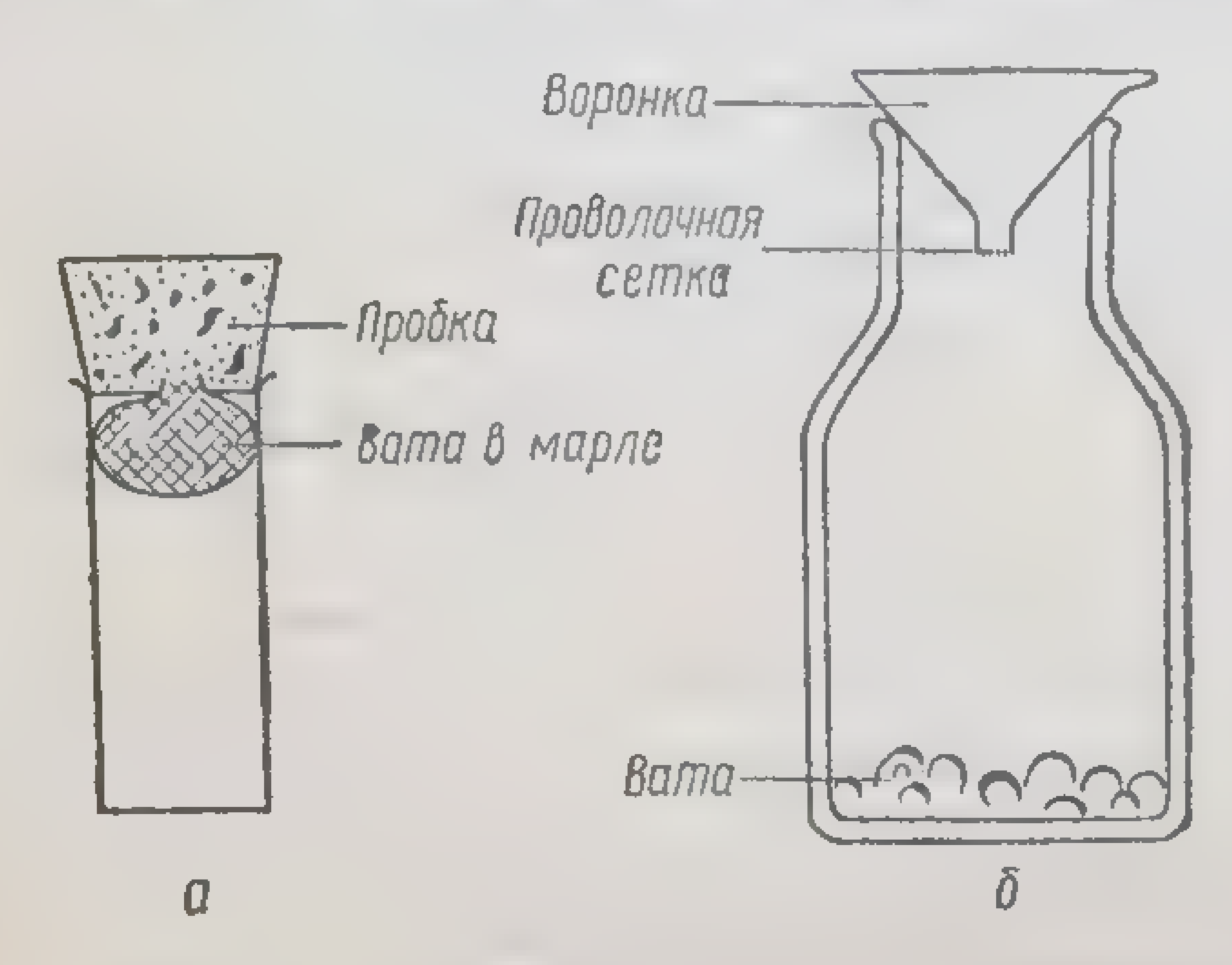


Рис. 50. Два типа банок для усыпления дрозофилы.

Капните эфиром на вату, заткните пробирку пробкой и дайте эфиру испариться. Постарайтесь не капать эфиром в пробирку — жидкий эфир убивает мух. Когда эфир испарится (меньше чем через минуту), стряхните мух в морилку и снова закройте ее пробкой. Слегка постукивая по стенкам пробирки, не подпускайте мух к пробке. Через несколько минут мухи перестанут двигаться, если не считать слабого подергивания лапками. Теперь их пора вынимать из морилки. Если вы их продержите под наркозом слишком долго, то они не оживут. Мух, которых передержали в морилке, можно отличить по особому положению откинутых на спину крыльев. Такие мухи редко оживают после наркоза.

Морилка, показанная на рис. 50, *б*, состоит из молочной бутылки, на дне которой находится вата, и пластмассовой воронки. Носик воронки (около 2,5 *см*) закрывают очень мелкой металлической сеткой (с ячейкой около 1 *мм*²), которую легко прикрепить к воронке, нагревая ее до высокой температуры. Смочите вату эфиром, подо-

ждите 1—2 *мин*, пока он испарится, и стряхните мух в воронку.

Мух, находящихся под наркозом, можно разбирать тонкой кисточкой или препаровальной иглой. Такую сортировку мух удобно проводить на гладком белом картоне. Если мухи начнут оживать до того, как вы кончили с ними работать, то их можно или опять поместить в морилку, или вновь усыпить, подержав над ними открытую перевернутую пробирку с парами эфира. Мухи, находящиеся под наркозом, легко прилипают к влажной поверхности. Поэтому их не следует класть непосредственно на корм. Если вы хотите поместить таких мух в сосуд с кормом, положите его на бок так, чтобы мухи попали на стенку сосуда, и только после того как мухи начнут двигаться, сосуд можно поставить вертикально. Лишних мух удаляют, погружая их в машинное масло или негодный спирт до того, как они оживут.

Большинство наблюдений, необходимых при простых экспериментах, можно проводить невооруженным глазом, но и в этих случаях удобно пользоваться лупой. Для нее нужна соответствующая подставка, чтобы обе руки оставались свободными.

У дрозофилы, как и у всех насекомых, тело состоит из трех основных отделов: головы, груди и брюшка. На голове расположены два больших глаза, на груди — три пары ног и одна пара крыльев. Брюшко у самцов и у самок устроено по-разному (см. рис. 29). Это позволяет легко различать мух по полу. С помощью лупы вы увидите еще одно различие, если перевернете мух и рассмотрите их снизу. Около кончика брюшка у самца есть отверстие, окруженное темно-коричневым кольцом; у самки такого отверстия нет.

Для проведения специальных скрещиваний надо быть уверенным, что самки еще не спаривались со своими братьями, находящимися в том же сосуде. Вновь появившиеся самцы не спариваются примерно в течение 8 *ч*, поэтому для получения девственных самок можно поступить следующим образом. Сосуд, из которого вы хотите отобрать таких самок, освобождается от мух утром. Очень важно, чтобы в нем не осталось ни одной мухи. Если отдельных мух не удается извлечь встряхиванием или постукиванием, то их нужно убить, раздавив о стекло или погрузив в корм. Затем сосуд инкубируют не более 8 *ч* при температуре, оптимальной для развития мух. Самки, появив-

шиеся за это время, еще не спаривались и, следовательно, их можно использовать для проведения намеченных скрещиваний.

Интересными являются следующие скрещивания.

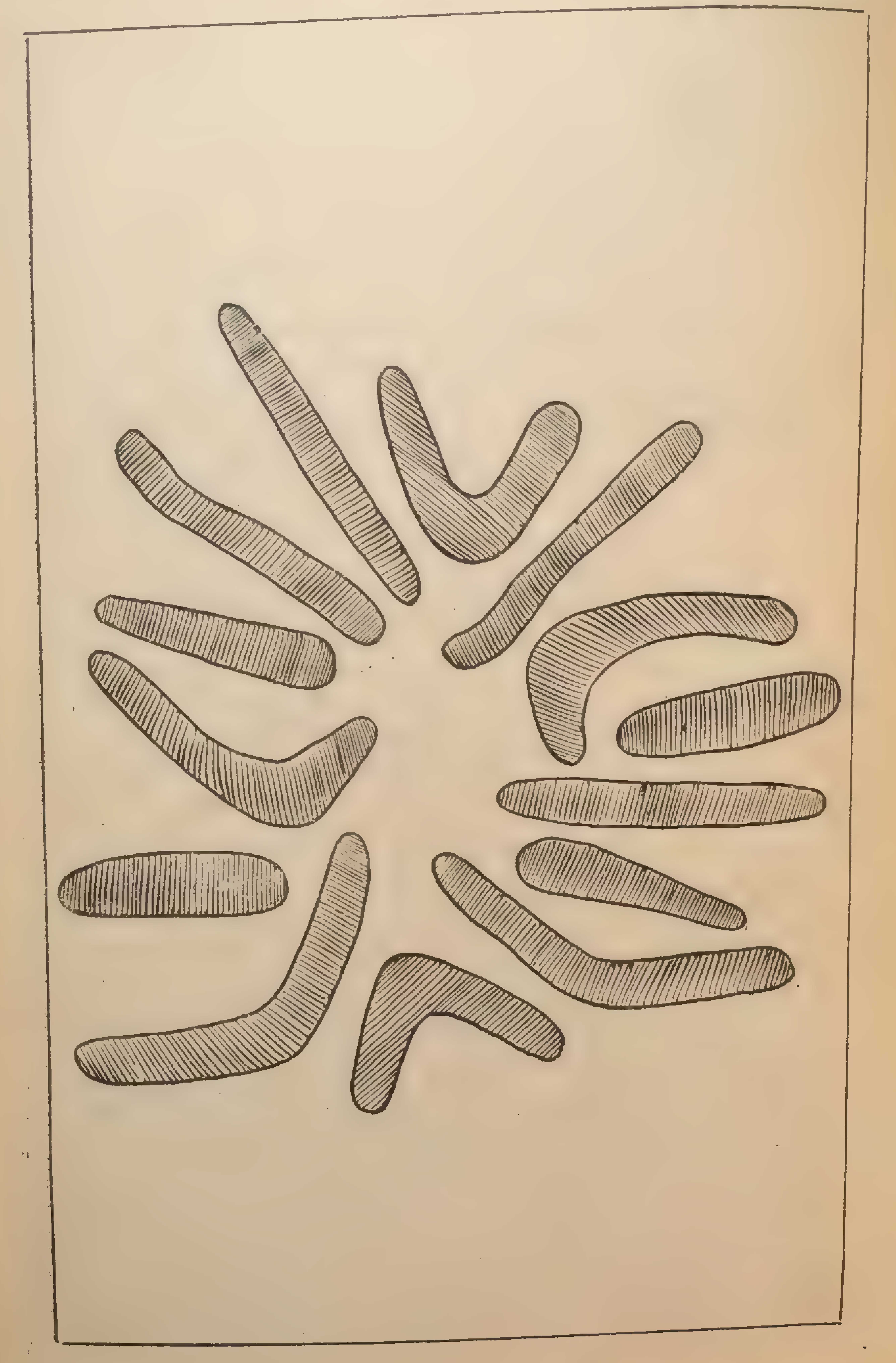
1. *Муха дикого типа* × *муха с зачаточными крыльями* (vestigiol) (см. рис. 49). Зачаточные крылья обусловлены аутосомным рецессивным геном *vg*. В F_2 это скрещивание дает отношение 3 : 1; возвратное скрещивание мух F_1 с мухами, имеющими зачаточные крылья, дает отношение 1 : 1.

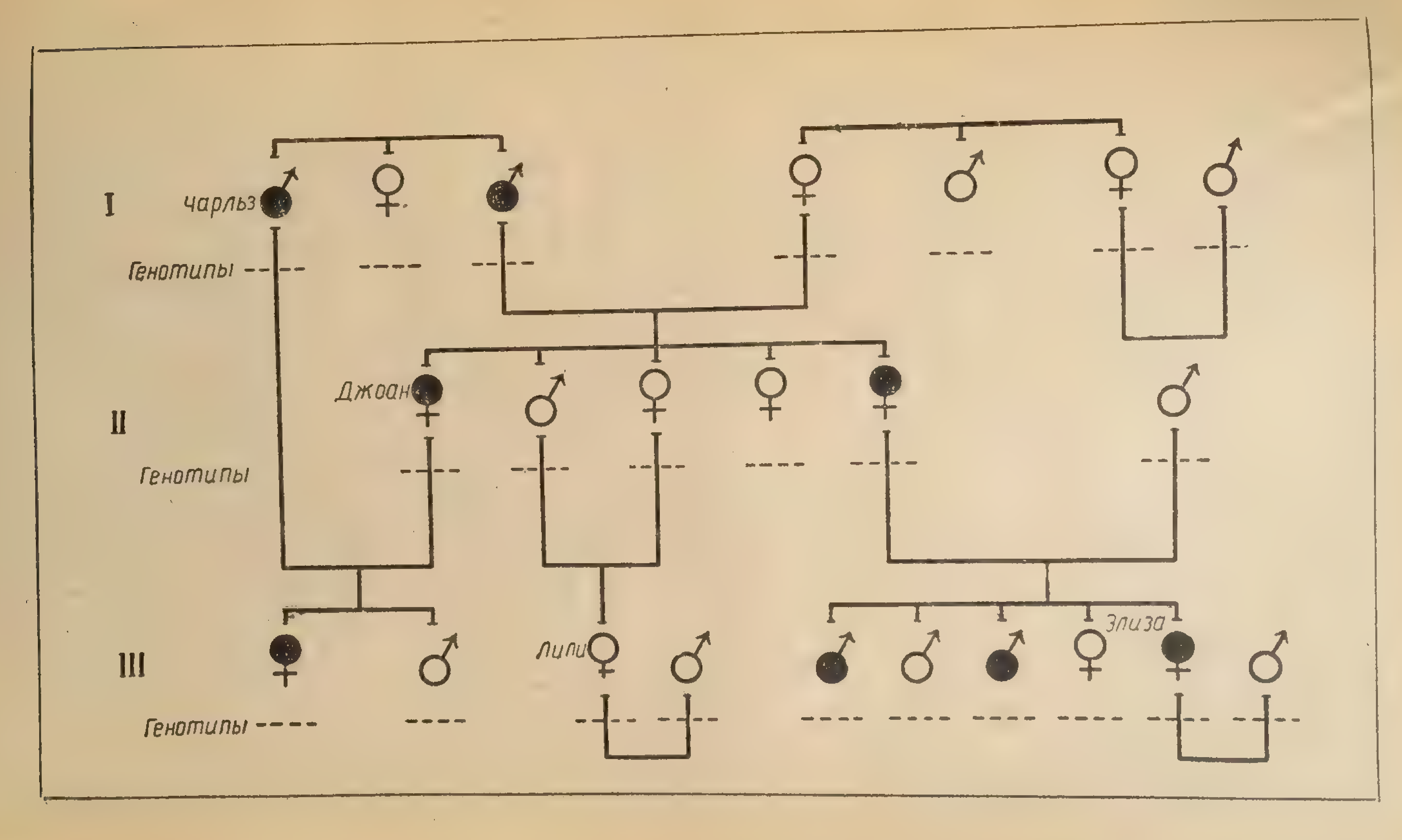
2. *Муха дикого типа* × *муха с зачаточными крыльями и черным телом* (ebony) или *муха с зачаточными крыльями* × *муха с черным телом.*

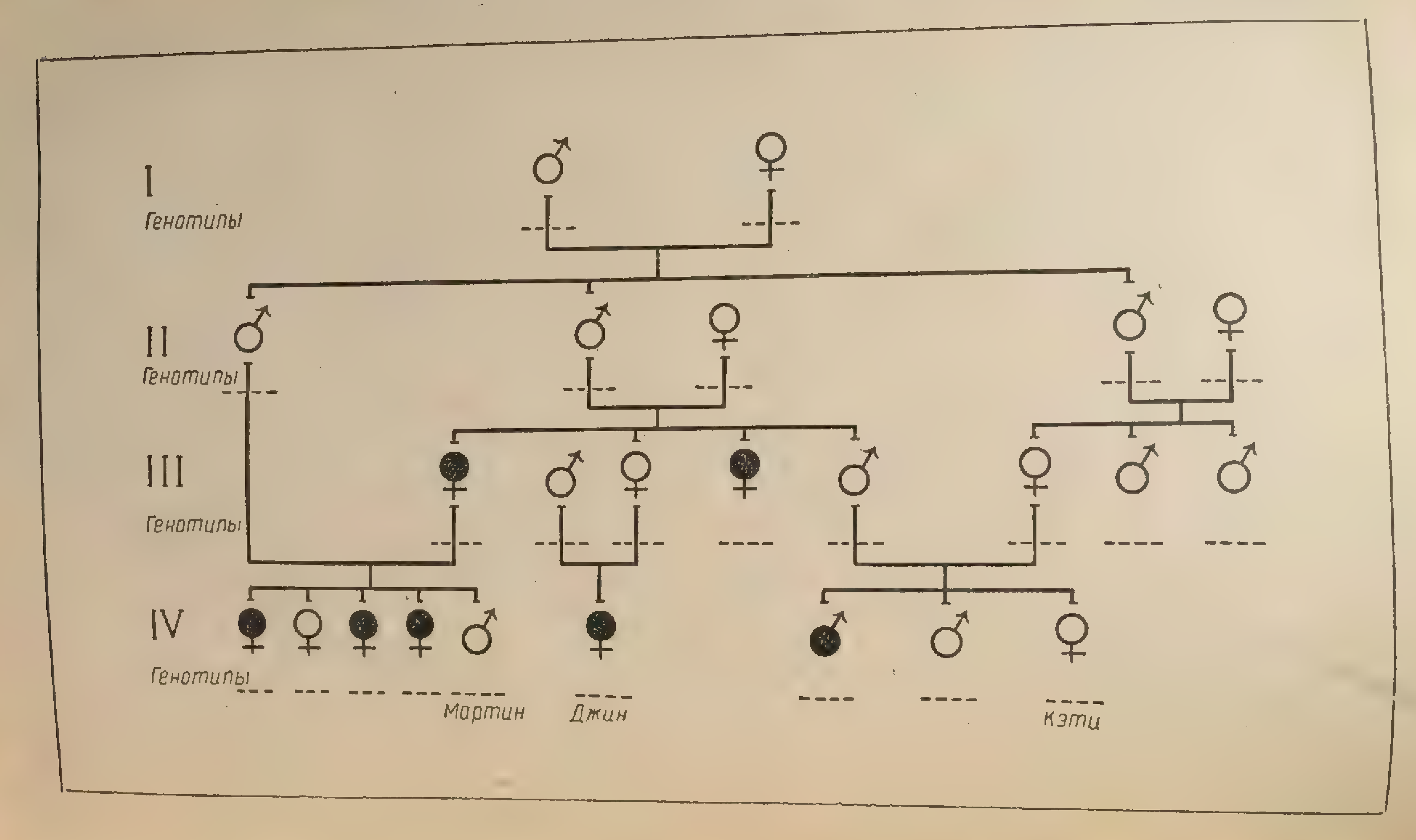
Черная окраска тела вызывается аутосомным рецессивным геном *l*. Ген *vg* находится в хромосоме II, а ген *l* — в хромосоме III. В F_2 это скрещивание дает отношение 9 : 3 : 3 : 1; возвратное скрещивание мух F_1 с мухами, имеющими зачаточные крылья и черную окраску тела, дает отношение 1 : 1 : 1 : 1.

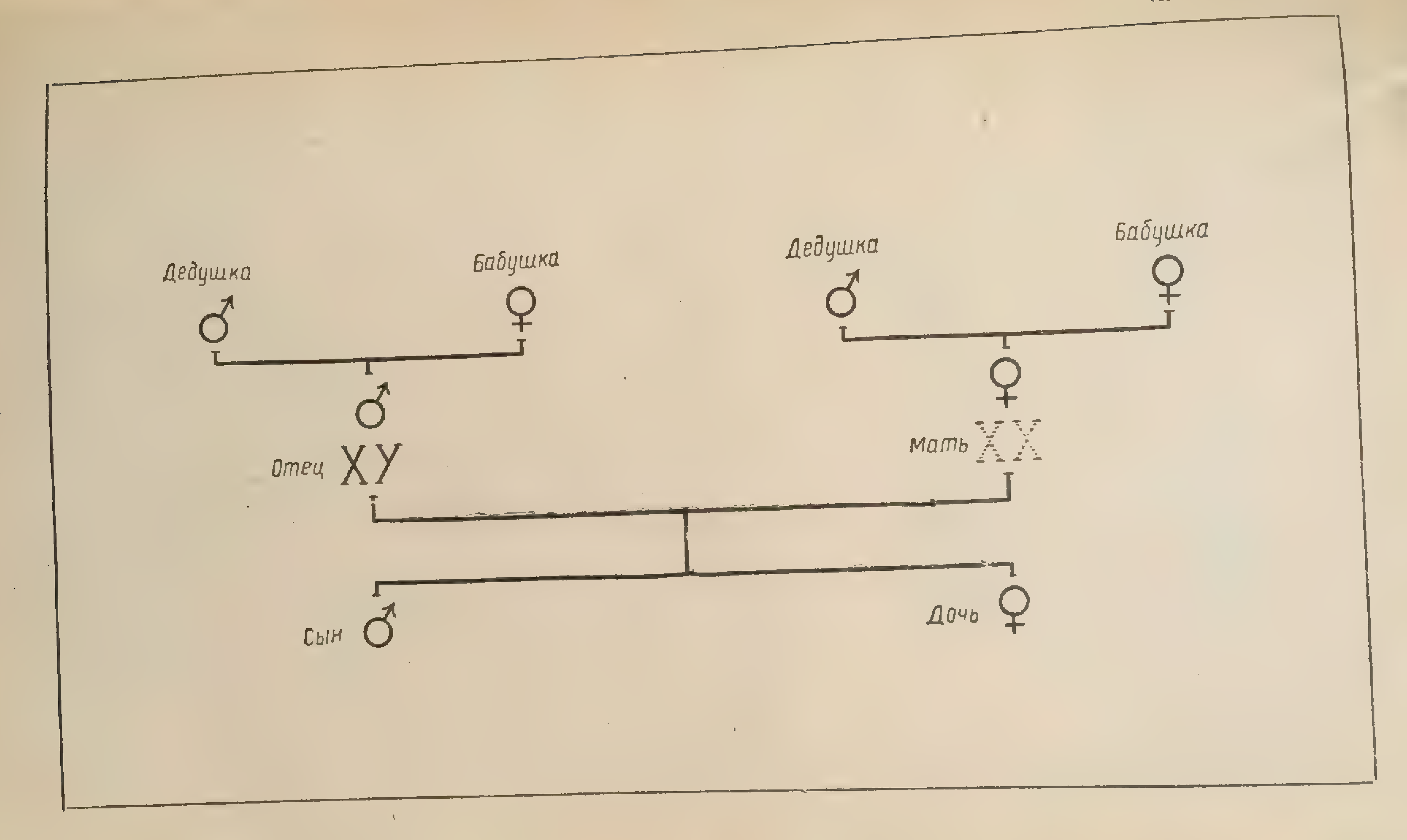
3. *Белоглазые* ♂♂ × *красноглазые* ♀♀ и *красноглазые* ♂♂ × *белоглазые* ♀♀. Эти скрещивания иллюстрируют наследование, сцепленное с полом (см. главу XII).

4. *Белоглазые* ♂♂ × ♀♀ *с миниатюрными крыльями* и ♂♂ *с миниатюрными крыльями* × *белоглазые* ♀♀. Эти скрещивания иллюстрируют сцепление и кроссинговер (см. главу XVII).




I
Чарльз
Генотипы
II
Джоан
Генотипы
III
Лили
Элиза
Генотипы


I
Генотипы
II
Генотипы
III
Генотипы
IV
Генотипы
Мартин
Джин
Кэти


Дедушка
Бабушка
Дедушка
Бабушка
Отец XY
Мать XX
Сын
Дочь

P_1

♂ wwpp (Рыжий бык) × ♀ WWPP (Белая корова)

F_1

♂ WwPp × ♀ WwPp

Гаметы

F_2

Фенотипы

ОТВЕТЫ К ЗАДАНИЯМ

Глава II

2. а) 16; б) 8. 3. а) 39; б) 78; в) 39; г) 78.

Глава III

2. а) pp, б) PP или Pp. 3. Для черной.

Глава IV

а) $\frac{1}{2} W$ и $\frac{1}{2} w$; б) все W; в) $\frac{1}{2} W$ и $\frac{1}{2} w$; г) все w.

Глава V

2. F_1 генотип: Tt; фенотип: высокие; гаметы: $\frac{1}{2} T$ $\frac{1}{2} t$; F_2 генотипы: $\frac{1}{4}$ TT, $\frac{1}{2} Tt$, $\frac{1}{4} tt$; фенотипы: $\frac{3}{4}$ высоких, $\frac{1}{4}$ карликовых.
3. а) $\frac{1}{4}$; б) $\frac{1}{4}$; в) $\frac{1}{2}$.

Глава VI

1. Корова bb, бык Bb, первый теленок bb, второй теленок Bb.
2. а) оба родителя $+\,bl$, слепые щенята $bl\,bl$, нормальные щенята или $++$, или $+\,bl$; б) скрестить со слепой самкой. Если самец имеет генотип $+\,bl$, то половина щенят будет слепыми.

Глава VII

1. Дядя и племянница. 2. Первая женщина в поколении *III*. 3. У Лили — все нормальные; у Элизы — половина с белой прядью.

Глава VIII

1) да; 2) возможно; 3) нет.

Глава X

1. Всего 14: A^YA^w, A^YA, A^Ya^t, A^Ya, A^wA^w, a^tA^w, A^wa, AA, Aa^t, Aa, a^ta^t, a^ta, aa.
2. $+$ возможные, $-$ невозможные, а) $+$; б) $-$; в) $+$; г) $+$; д) $-$; е) $-$; ж) $+$.
3. а) $\frac{1}{2}$; б) $\frac{1}{4}$; $\frac{1}{2} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{8}$.

Глава XI

1. Сыновьям. 2. Дочерям. 3. Сыновьям и дочерям. 4. От отца. 5. От матери. 6. От обоих родителей. 7. От дедушки по отцу. 8. От дедушки или бабушки по матери. 9. Одну — от дедушки или бабушки по матери, другую — от дедушки или бабушки по отцу.

Глава XII

1. а) сыновей, страдающих дальтонизмом, и нормальных дочерей; б) сыновей и дочерей, страдающих дальтонизмом; в) ½ сыновей и ½ дочерей. страдающих дальтонизмом.

2. Золотистый ♂ × серебристая ♀.

Глава XIII

1. а) 2; б) 4; в) 8; г) 32; д 256; е) 1024; ж) 2^n.

2. а) *cskRW*, *cskRw*, *cskrW*, *cskrw*;
   б) *rwCSK*, *rwCSk*, *rwCsK*, *rwCsk*, *rwcSK*, *rwcsK*, *rwcsk*;
   в) *CrsWk*, г) *crSwk*, *crSwK*;
   д) *CRSWK*, *CrSWK*, *cRSWK*, *crSWK*,
   CRSWk, *CrSWk*, *cRSWk*, *crSWk*,
   CRSwK, *CrSwK*, *cRSwK*, *crSwK*,
   CRSwk, *CrSwk*, *cRSwk*, *crSwk*,
   CRsWK, *CrsWk*, *cRsWK*, *crsWK*,
   CRsWk, *CrsWk*, *cRsWK*, *crsWk*,
   CRswK, *CrswK*, *cRswK*, *crsWK*,
   CRswk, *Crswk*, *cRswk*, *crswk*.
   е) *CRSWK*, *CRsWK*, *cRSWK*, *cRsWK*,
   CRSWk, *CRsWk*, *cRSWk*, *cRsWk*,
   CRSwK, *CRswK*, *cRSwK*, *cRswK*,
   CRSwk, *CRswk*, *cRSwk*, *cRswk*;
   ж) *csWkR*, *csWkr*.

Глава XIV

1. 3 окрашенных комолых: 6 чалых комолых: 3 белых комолых:

1 окрашенный рогатый: 2 чалых рогатых: 1 белый рогатый
2. *RRCcKkSs*.

Глава XV

1. Отец с карими глазами, рыжими курчавыми волосами, многопалый, с нормальным слухом.
   Мать с голубыми глазами, курчавыми, но не рыжими, волосами, глухая.
2. $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{128}$; $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{64}$; $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{64}$.

3. а) $\frac{1}{2} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{3}{4} \times \frac{1}{2} = \frac{3}{256}$;
   б) $\frac{1}{2} \times \frac{3}{4} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{2} = \frac{3}{256}$;
   в) $\frac{1}{2} \times \frac{3}{4} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{3}{4} \times \frac{1}{2} = \frac{9}{256}$.

Глава XVI

1. а) ♂ *cc AA*, ♀ *CC aa*, F_1 *Cc Aa*;
   б) 9CA : 3Ca : 3cA : 1ca, т. е. 9 агути, 3 черных, 4 альбиноса.

2. Эти две разновидности имеют два различных рецессивных гена (w_1 и w_2), каждый из которых определяет отсутствие окраски.

$$P_1 \quad w_1w_1\ W_2W_2 \times W_1W_1\ w_2w_2$$

Белые Белые

$$F_1 \quad W_1w_1\ W_2w_2$$

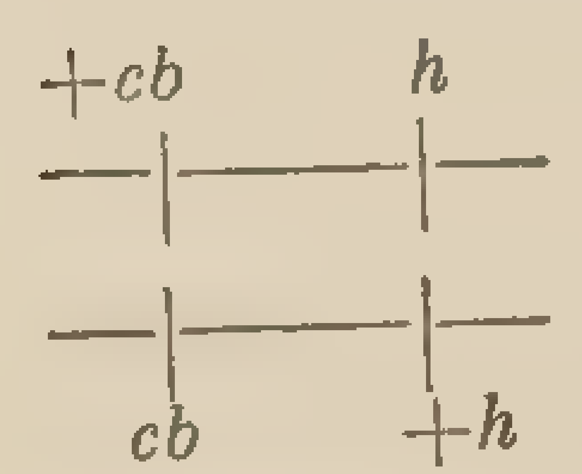
Окрашенные

$$F_2 \quad 9\ W_1W_2 : \underbrace{3W_1w_2 : 3w_1W_2 : 1w_1w_2}$$

9 окрашенных 7 белых

Глава XVII

I. 1. Генотип матери



Сын, страдающий дальтонизмом и гемофилией, появился вследствие кроссинговера.

2. Некроссоверные сыновья или нормальны, или одновременно страдают и дальтонизмом, и гемофилией. Кроссоверные сыновья являются или дальтониками с нормальной кровью, или имеют нормальное зрение, но страдают гемофилией.

II. Ген *y*. Более точно: число перекрестков между *w* и *y* равно 7 (4 + 3) из 472;

$$\frac{7 \times 100}{472} \approx 1{,}4\%;$$

число перекрестов между *w* и *m* равно 178 (85 + 93), из 516

$$\frac{178 \times 100}{516} \approx 34\%;$$

таким образом, расстояние между *w* и *m* примерно в 24 раза больше, чем между *y* и *m*.

Глава XVIII

1. Косолапость. 2. Для кори. 3. Косолапость, рахит, туберкулез, скарлатина и корь.

Глава XX

I. 1. Черный (*B*).

2. Джет — *BB*, Блэки — *Bb*, Брюс — *bb*, Ровер — *Bb*, Джуди — *Bb*, Бэтти — *Bb*, Рода — *bb*, Пеги — *Bb*.

3. Черные щенята в третьем помете.

4. Всех рыжих; $^3/_4$ черных, $^1/_4$ рыжих, $^1/_2$ черных, $^1/_2$ рыжих.

II. 1. Ген карликовости доминантен, ген слабоумия рецессивен (это относится только к данным типам карликовости и слабоумия);

а) да; б) да; в) нет; г) возможно; д) нет; е) нет.

III. 1. Малым числом платиновых щенят в пометах платиновых родителей; отношение 127 : 58 меньше ожидаемого 3 : 1 и примерно равно отношению 2 : 1. При скрещиваниях с серебристыми лисицами не бывает щенят, гомозиготных по платиновой окраске.

2. Ген платиновой окраски у серебристых лисиц является летальным в гомозиготах.

3. Этого нельзя сделать.

IV. 1. Скрещиванием самцов и самок с зачаточными крыльями.

2. Испытанием по потомству нескольких самцов дикого типа путем их скрещивания с самками, имеющими зачаточные крылья. Проведите соответствующее испытание нескольких самок дикого типа. Скрестите друг с другом тех самцов и самок, которые при анализирующих скрещиваниях не давали в потомстве мух с зачаточными крыльями.

V. 1. Мухи F_1 будут с нормальными глазами и нормальными крыльями; Мухи F_2 — 9 дикого типа, 3 с зачаточными крыльями, 3 с киноварными глазами, 1 с зачаточными крыльями и киноварными глазами;

2—4. Тот же ответ, что и на вопрос 1.

VI. 1. Неаллельны.

2. P_1 ♂ $\frac{vCi}{vCi}$ × ♀ $\frac{Vci}{Vci}$, F_1 $\frac{vCi}{Vci}$;

3. $^7/_{16}$ (3 vCi, 3Vci, 1 vci); ½.

VII. 1. Ген cn является сцепленным с полом.

2. P_1 ♂ $\frac{+}{+}$ × ♀ cn ♂ $\frac{cn}{cn}$ × ♀ +

F_1 ♂♂ $\frac{+}{cn}$ × ♀♀ + ♂♂ $\frac{+}{cn}$ × ♀♀ cn

Зеленые Зеленые Зеленые Коричные

F_2 ♂♂ — все зеленые, $^1/_2$ зеленых, $^1/_2$ коричных;
♀♀ — $^1/_2$ зеленых, $^1/_2$ коричных, $^1/_2$ зеленых, $^1/_2$ коричных.

VIII. 1. $^1/_4 \times {}^1/_4 \times {}^1/_4 = {}^1/_{64}$; $^1/_2 \times {}^1/_2 \times {}^1/_2 = {}^1/_8$;
$^1/_4 \times {}^1/_2 \times {}^1/_4 = {}^1/_{32}$; $^1/_2 \times {}^1/_4 \times {}^1/_2 = {}^1/_{16}$;
2. $^1/_4 \times {}^3/_4 \times {}^1/_4 = {}^3/_{64}$; $^1/_4 \times {}^3/_4 \times {}^3/_4 = {}^9/_{64}$;
$^3/_4 \times {}^1/_4 \times {}^3/_4 = {}^9/_{64}$; $^1/_4 \times {}^1/_2 \times {}^1/_4 \times {}^1/_4 = {}^1/_{128}$

IX.

Банка	Скрещивание
А	2
Б	4
В	3
Г	1

X. 1. P_1 ♂ $\frac{Shc}{Shc}$ × ♀ $\frac{shC}{shC}$

F_1 $\frac{Shc}{shC}$ (фаза отталкивания) × $\frac{shc}{shc}$

F_2 Некроссоверные (96%) $\frac{shC}{shc}$ и $\frac{Shc}{shc}$

Не альбиносы с подергивающейся головой — Обычные альбиносы

Кроссоверные (4%) $\frac{shc}{shc}$ и $\frac{ShC}{shc}$

Альбиносы с подергивающейся головой — Нормальные

Ожидаемое из 200 мышей: примерно 4 альбиноса с подергивающейся головой и 96 обычных альбиносов.

2. P_1 $\frac{shc}{shc} \times \frac{ShC}{ShC}$;

F_1 $\frac{shc}{ShC}$ (фаза сцепления) $\times \frac{shc}{shc}$

F_2 не кроссоверные (96%) $\frac{shc}{shc}$ и $\frac{ShC}{shc}$

Альбиносы с подергивающейся головой — Нормальные

Кроссоверные (4%) $\frac{shC}{shc}$ и $\frac{Shc}{shc}$

Альбиносы с подергивающейся головой — Обычные альбиносы

Ожидаемое на 200 мышей: примерно 96 альбиносов с подергивающейся головой и 4 обычных альбиноса.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Аллеломорфы, или аллели — различные формы гена, возникающие путем мутации из исходного гена или из ранее возникших аллелей. Они занимают одно и то же место в гомологичных хромосомах, но по-разному влияют на один и тот же процесс развития. Если ген существует более чем в двух аллельных формах, то такие аллели называются множественными.

Аутосомный ген — ген, находящийся в аутосоме. Любой диплоидный организм может быть гомозиготным или гетерозиготным по данному аутосомному гену.

Аутосомы — все хромосомы, за исключением половых.

Близнецы — идентичные, если они развиваются из одной и той же оплодотворенной яйцеклетки, и обыкновенные (или братские), если они развиваются из разных яйцеклеток. Идентичные близнецы имеют одинаковые генотипы; братские близнецы отличаются друг от друга по генотипам в той же степени, что и обычные братья и сестры

Возвратное скрещивание — скрещивание между гетерозиготным организмом и одним из его гомозиготных родителей. (Вообще этот термин применим к любому скрещиванию между гетерозиготой и гомозиготой по одному из двух аллелей данного гена.) Примеры: $Aa \times AA$; $Aa\ Bb \times aa\ bb$

Гаметы — зрелые половые клетки, образующиеся в яичниках и семенниках у животных или в завязях и пыльниках у растений. У животных мужские гаметы называются сперматозоидами, а женские — яйцеклетками. У растений мужские и женские гаметы формируются в пыльцевых зернах и в семяпочках

Гаплоидный — содержащий один набор хромосом. Гаметы всегда гаплоидны.

Ген — маленький участок хромосомы, принимающий участие в контролировании определенного процесса развития

Генотип — совокупность всех генов, присутствующих в организме. В применении к любому конкретному гену термин «генотип» обозначает аллель (или аллели) этого гена в клетках данного организма.

Гетерогаметный пол — организмы этого пола формируют в равном соотношении два типа гамет. У млекопитающих гетерогаметным является мужской пол, а у птиц — женский.

Гетерозиготный (сущ. гетерозиготность) — несущий различные аллеломорфы данного гена в гомологичных хромосомах. Диплоидный организм не может быть гетерозиготным более чем по двум аллелям данного гена, даже если этот ген представлен серией множественных аллелей.

Гомогаметный пол — организмы этого пола формируют только один тип гамет. У млекопитающих гомогаметным является женский пол, а у птиц — мужской.

Гомозиготный (сущ. гомозиготность) — несущий одинаковые аллеломорфы данного гена в обеих гомологичных хромосомах.

Гомологичные хромосомы — партнерные хромосомы. Гомологичные хромосомы идентичны по размеру и форме, а также по числу и типам генов, которые они несут. Исключение составляют половые хромосомы.

Диплоидный — содержащий два набора хромосом. Зигота и происходящие от нее клетки являются диплоидными.

Доминантный ген — ген, который в гетерозиготе подавляет действие своего рецессивного аллеля.

Законы Менделя. Первый закон — отражает поведение одной пары аллеломорфов в мейозе. Он устанавливает, что пара аллелей расщепляется, т. е. аллели каждой пары попадают в разные половые клетки; при этом половина гамет получает один аллель, а вторая половина — другой.

Второй закон — отражает поведение нескольких пар аллеломорфов в мейозе; он выполняется строго только для несцепленных генов, т. е. для генов, расположенных в разных парах хромосом. Этот закон устанавливает, что в мейозе каждая пара аллелей расщепляется независимо от всех остальных пар. В результате оказывается, что гаметы несут один, и только один аллель каждой пары, и что среди большого числа гамет все возможные сочетания аллелей встречаются с одинаковой частотой. Например, гаметы, образовавшиеся в организме с генотипом *Aa Bb*, состоят из ¼ *AB*, ¼ *Ab*, ¼ *aB*, ¼ *ab*.

Зигота — оплодотворенная яйцеклетка, образовавшаяся в результате слияния мужской и женской гамет.

Испытание по потомству — метод, позволяющий установить генотип организма по его потомству. Обычно испытание по потомству производят для выявления рецессивных генов в гетерозиготах. Оно заключается в возвратном скрещивании с гомозиготами по рецессивным аллелям. Например, организм с фенотипом *AB* можно проверить на наличие рецессивных аллелей *a* и *b* следующим скрещиванием: *A*? *B*? × *aa bb*.

Кроссинговер — процесс, происходящий в мейозе, благодаря которому гомологичные хромосомы обмениваются строго соответствующими участками. Если перекрест проходит между двумя сцепленными генами, то он приводит к замене фазы сцепления фазой отталкивания или, наоборот, фазы отталкивания фазой сцепления.

Леталь — ген, вызывающий гибель организма, в котором он находится. Рецессивный леталь вызывает гибель организмов, гомозиготных по этому гену.

Мейоз — два клеточных деления, предшествующие формированию гамет. Одно из них — редукционное деление, в результате которого образуются гаплоидные гаметы из диплоидных клеток.

Митоз — деление ядра, предшествующее делению клетки. При подготовке к митозу каждая хромосома создает свою строгую копию. В митозе идентичные хромосомы направляются в две вновь образовавшиеся так называемые дочерние клетки.

Мутация — процесс, посредством которого из данного гена образуется его новый аллель. Термин «мутантный» применяется к генам, гаметам, организмам и линиям, которые образовались в результате мутации.

Независимое распределение — поведение нескольких пар хромосом в мейозе. Каждая пара расщепляется независимо от всех остальных пар. Это явление лежит в основе второго закона Менделя.

Неполное доминирование — взаимоотношение двух аллелей, дающее в гетерозиготе промежуточный эффект.

Половые хромосомы — пара хромосом, определяющих пол организма. У млекопитающих и многих других животных самка имеет две X-хромосомы, а самец — одну X- и одну Y-хромосомы. У птиц наоборот: самец имеет X-хромосомы, а самка X- и Y-хромосому (см. примечание на стр. 76).

Проявление — степень наблюдаемого действия гена. При неполном проявлении у некоторых гомозигот (по рецессивному или доминантному гену), а также у некоторых гетерозигот действие гена не проявляется.

Расщепление — распределение в мейозе гомологичных хромосом с их генами по разным половым клеткам. Расщепление пар гомологичных хромосом является цитологической основой расщепления пар аллелей, описанного первым законом Менделя.

Рецессивный ген — ген, не проявляющий своего действия в гетерозиготе.

Реципрокные скрещивания — два скрещивания, проводимые в обоих возможных направлениях, т. е. самец первого скрещивания имеет тот же генотип (или фенотип), что и самка второго скрещивания, и самка первого скрещивания имеет тот же генотип (или фенотип), что и самец второго скрещивания.

Примеры: ♂*Cc* × ♀*cc* и ♂*cc* × *Cc* (реципрокные скрещивания по генотипу);

черный бык × рыжая корова и рыжий бык × черная корова (реципрокные скрещивания по фенотипу).

Свободное сочетание — образование всех возможных сочетаний аллелей несцепленных генов в соответствии со вторым законом Менделя.

Скрещивание — соединение гамет двух разных организмов. В тех случаях, когда мужские и женские половые органы находятся в одном и том же организме, как у многих растений, возможно самооплодотворение. Независимо от того, появилось ли потомство в результате перекрестного оплодотворения или в результате самооплодотворения, для обозначения последующих поколений используются одни и те же сокращения:

P_1— поколение родителей; F_1 — первое дочернее поколение (дети); F_2— второе дочернее поколение (внуки) и т. д.

Сцепленные гены — гены, находящиеся в одной и той же паре хромосом. Говорят, что два мутантных гена находятся в фазе сцепления, если они располагаются в одной хромосоме, а другая гомологичная хромосома несет их нормальные аллели, и что они находятся в фазе отталкивания, если каждая из двух гомологичных

хромосом несет мутантный аллель одного гена и нормальный аллель другого гена.

Сцепленный с полом ген — ген, находящийся в Х-хромосоме. Организм гомогаметного пола (самка млекопитающих, самец птиц) может быть гомозиготным или гетерозиготным по любому гену, сцепленному с полом. Организм гетерогаметного пола (самец млекопитающих, самка птиц) не может быть гетерозиготным по гену, сцепленному с полом.

Фенотип — наблюдаемые особенности организма. Фенотип является результатом взаимодействия генотипа и внешней среды. Отдельные черты, которые составляют его фенотип, называются признаками. Признак называется менделевским, если он определяется действием одного гена, и расщепление по этому признаку происходит в соответствии с первым законом Менделя.

Хромосомы — красящиеся нити, находящиеся в ядре. Все ядра данного биологического вида содержат одинаковое число определенных хромосом.

Цитология — наука, изучающая клетку.

Чистопородная линия — линия, в которой все особи последующих поколений имеют один и тот же генотип по данному гену.

Ядро — плотное окрашивающееся тело, находящееся внутри клетки. Оно содержит хромосомы.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Аллели *27
— доминантные и рецессивные 22
— множественные 67—70
— нормальные и аномальные 31
Альбинизм 27, 57, 44, 115, 138
Анемия 29, 68, 131
Аномалии доминантные 47—53
наследственные 9, 62
рецессивные 54—57
Атомная бомба 143
Аутосомы 73

Бактерия 17
Близнецы 132—135
Брахидактилия 50, 51

Веснушки 133
Вес тела 130, 135
Внешняя среда 26, 130—135
Возвратное скрещивание 45, 101
Вычисление менделевских отношений 106—111

Гаметы * 20
—установление генотипов 33
Гемофилия 83—85
Генетика, рождение 16
Гениальный 132
Генотип*30
Гены*25
— взаимодействие 116
— мутантные 138—142
— неполное проявление 59
— несцепленные 92
— полимерные 116
— сцепленные 92
— число генов у человека 128
Гетерогаметный пол 76
Гетерозигота* 28
— двойная 91
Гигантизм 116
Глухота 31, 54—56, 60, 61, 112, 138, 143
Гомогаметный пол 76
Гомозигота*28
Гомозиготность, доказательство 33
Горох 12—16, 28—32, 36, 37, 89, 92, 98—101, 106
Группа крови 67, 68

Дальтонизм 82, 83
Дрозофила 25, 26, 63, 73, 74, 85—87, 126, 127, 138, 142, 147, 149, 153—157

Желток 20

Закон свободных сочетаний 92
Закон независимого распределения 91
Закон расщепления 34
Земляной червь 77
Зигота*22

Испытание по потомству 42—46, 48, 69, 103

Карликовость 64, 116, 119, 146
Клетка*17
— гаплоидная 20
— диплоидная 20
— мутантная 138, 139
Кошка 80—82
Крест-накрест наследование 87
Кролик 66—68, 102, 103, 130, 138

---

* Звездочка показывает, что данное слово многократно встречается в тексте; при этом ссылка дается только на первую страницу, где это слово упоминается, или на страницу с объяснением его значения

Кроссинговер 125—128
Кукуруза 13
Куриная слепота 51

Лекарства 131
Летали рецессивные 70, 71
Лилия 18
Львиный зев 29, 30, 39

Мендель, Грегор 12
Мейоз 20, 25, 27, 34, 90, 125, 126
Метод решетки 37
Митоз 18, 20, 25, 27, 138
Многопалость 31, 32, 47—50
Мыши 27, 64, 68—70, 97, 110, 113—115, 122—126, 48—153

Наркоз155, 156
Насекомые 77
Наследование, сложные случаи 58—64
Невосприимчивость к инфекции 143
Неполное доминирование 29, 39
Несгибающийся палец 58
Норка 140, 141

Обезьяна-резус 68
Оболочка клетки 17
Овца 42—45, 48
Оплодотворение*22
— вероятность 38
Определение пола
— у птиц 76—78
— у дрозофилы 74
— у млекопитающих 75
Организм*17

Перекрестное оплодотворение 13, 34
Платиновый мех 139—141, 146
Половые органы 19
Потомство*12
Признак, доминантный и рецессивный 14—16, 107
— количественный 63, 116, 119, 131
— менделевский 97
— мерный 63
—нормальный, наследование 62, 63
— приобретенный 62

Птица домашняя 88
Птицы 22, 76, 77, 112, 113
Пчела 77, 78

Радиация 9, 10, 143
Радиоактивность 143
Рак 130
Редукционное деление*19
Рентгеновские лучи 143
Реципрокные скрещивания 85, 86
Родословные 47—60
Роза 13
Рост 116—120

Самооплодотворение 13, 34, 36, 106
Свинья 70
Семяпочка* 12
Серебристая лисица 140, 146
Скот 29, 46, 71, 107—109, 131
Слабоумие 64, 132, 143, 146
Слепота 59—60, 71, 112
Собака 71, 131
Сперматозоид*20
Спорты 139
Статистические законы 38, 90, 101
Сцепление с полом
— у дрозофилы 85
— у кошек 80
— у птиц 87
— у человека 82

Талидомид 63

Умственные способности 26, 63, 116, 119, 120, 130, 134, 135, 143
фенотип*30

Хромосомы*17
— половые 74

Цвет глаз 26—28, 63, 130, 132, 139
Цитология 16
Цитоплазма 17

Яйцеклетка*20
Ядро*17

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Алпатов В. В. Начинающему натуралисту-биологу, М., Изд-во МГУ, 1961.
2. Азимова. Краткая история биологии. Пер. с англ. М., «Мир», 1967.
3. Алиханян С. Современная генетика. М., «Наука», 1967.
4. Ауэрбах Ш. Генетика в атомном веке. Изд. 2, М., Атомиздат, 1963.
5. Ауэрбах Ш. Генетика. Пер. с англ. М., «Атомиздат», 1968.

5а. Гайсинович А. Зарождение генетики. М., «Наука», 1967.

6. Дубинин Н. П. Молекулярная генетика и действие излучений на наследственность. М., Госатомиздат, 1963.
7. Лакин Г. Биометрия, М., «Высшая школа», 1968.
8. Лобашов М. Генетика. Л., Изд. ЛГУ, 1967.
9. Медведев Н. Практическая генетика. М., «Наука», 1968.
10. Мендель Г., Ноден Ш., Сарже О. Избранные работы. М., «Наука», 1968.
11. Мендель. Опыты над растительными гибридами. Статьи Н. И. Вавилова и Б. Л. Астаурова. М., «Наука», 1965.
12. Методика основ генетики, Новосибирск, 1968.
13. Мюнцинг А. Генетика и общая и прикладная. М., «Мир», 1967.
14. Натали В. Основные вопросы генетики. М., «Просвещение», 1967.
15. Преподавание биологии и генетики в медицинских институтах. Научная редакция П. Гофмана-Кадошникова. М., 1967.
16. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика, Минск, «Высшая школа», 1967.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие к русскому изданию 5
Предисловие 7
Введение 9
I. Грегор Мендель 12
II. Хромосомы 17
III. Гены 25
IV. Первый закон Менделя — закон расщепления . 33
V. Отношение 3 : 1. Отношение 1 : 2 : 1 36
VI. Испытание по потомству. Отношение 1 : 1 . . . 42
VII. Родословные людей. Доминантные аномалии . . 47
VIII. Родословные людей. Рецессивные аномалии . . 54
IX. Более сложные случаи наследования у детей . . 58
X. Множественные аллели. Летали 66
XI. Как определяется пол 73
XII. Наследование признаков, сцепленных с полом 80
XIII. Второй закон Менделя — закон независимого распределения 89
XIV. Отношение 9 : 3 : 3 : 1. Отношение 1 : 1 : 1 : 1 ... 97
XV. Вычисление менделевских отношений 106
XVI. Взаимодействие генов 112
XVII. Сцепление и кроссинговер 122
XVIII. Гены и внешняя среда 130
XIX. Мутация 133
XX. Десять занимательных вопросов 145
XXI. Рекомендации к практической работе 151
Приложения 158
Ответы к заданиям 163
Словарь терминов 168
Предметный указатель 172
Рекомендуемая литература 174

Ауэрбах Шарлотта

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Введение в генетику для начинающих

Редактор А. В. Матвеева
Художественный редактор А. С. Александров
Художник В. Г. Прохоров
Технический редактор Е. И. Мазель
Корректор Т. В. Минаева

Сдано в набор 28. II 1969 г. Подписано к печати 17.VII 1969 г.
Формат 84×108/32. Бумага типографская № 2
Усл. печ. л. 9,24 + вкл. 0,21. Уч-изд. л. 9,8. Тираж 200 000 экз.
Цена 48 коп. Зак. изд. 68030. Зак. тип. 171
Атомиздат, Москва, К-31, ул. Жданова, 5/7.

Ярославский полиграфкомбинат Главполиграфпрома Комитета по печати при Совете Министров СССР,
Ярославль, ул. Свободы, 97.

ть

инающих

а

ксандров

ов

зель

ва

ати 17.VII 1969 г.
фская № 2
. Тираж 200 000 экз.
тип. 171
анова, 5/7.
рафпрома Комитета
з СССР,
97.

Цена 48 коп.

Научно-популярная библиотека Атомиздата